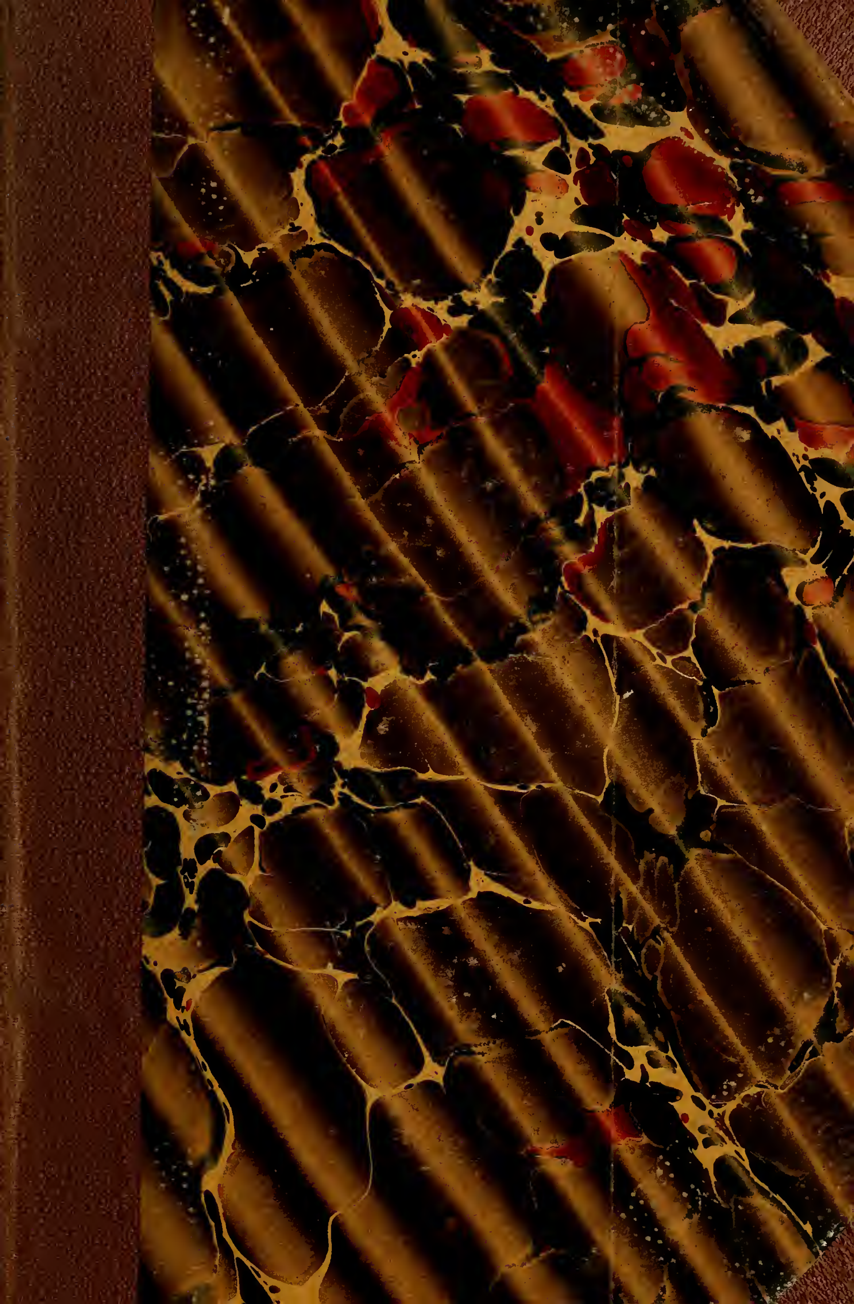










INTERNATIONALE
WISSENSCHAFTLICHE BIBLIOTHEK.

XXVII. BAND.

ALLGEMEINE PHYSIOLOGIE

DER

MUSKELN UND NERVEN.

VON

DR. I. ROSENTHAL,

PROFESSOR DER PHYSIOLOGIE AN DER UNIVERSITÄT ZU ERLANGEN.

MIT 75 ABBILDUNGEN IN HOLZSCHNITT.



LEIPZIG:

F. A. BROCKHAUS.

1877.

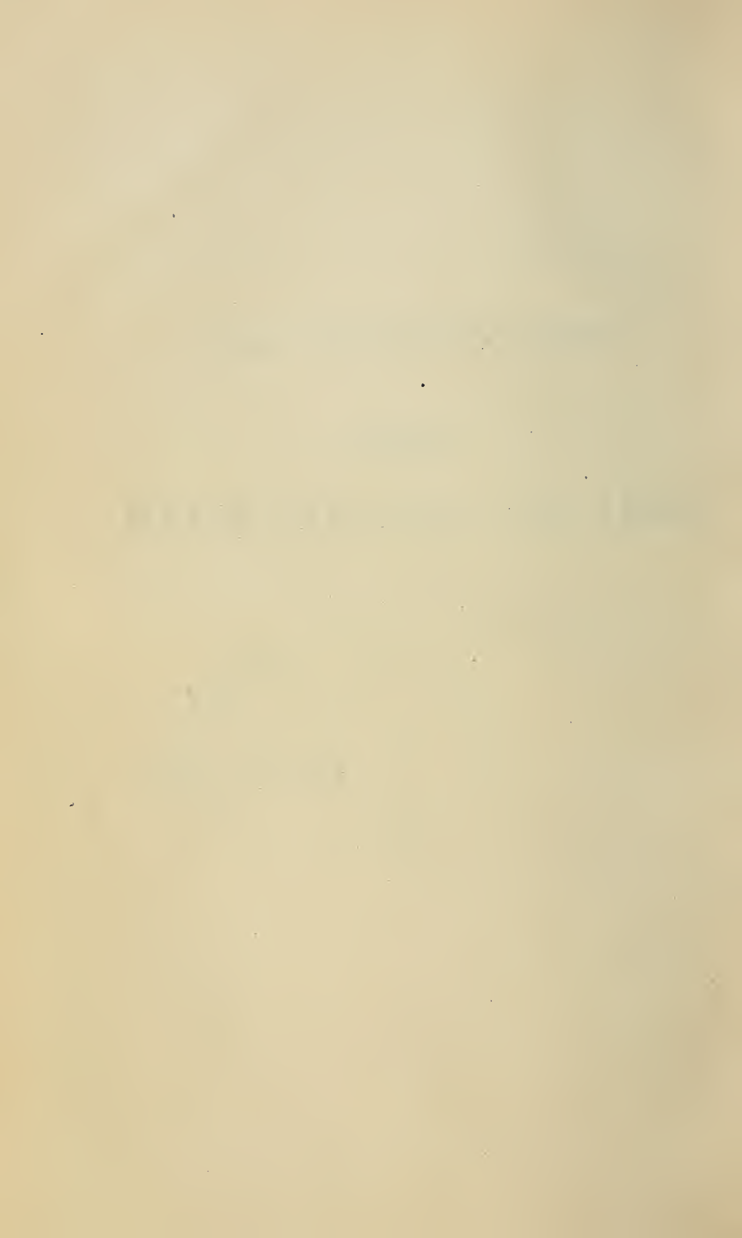

BOSTON MEDICAL
MAR 7 1910
LIBRARY.

SEINEM HOCHVEREHRTEN LEHRER

HERRN

EMIL DU BOIS-REYMOND

DER VERFASSER.



VORWORT.

Der vorliegende Versuch einer zusammenhängenden Darstellung der allgemeinen Muskel- und Nervenphysiologie ist meines Wissens der erste seiner Art. Die wesentlichen Grundlagen dieses Theiles der Wissenschaft wurden erst in den letzten dreissig Jahren gewonnen und auch heute ist vieles in ihm noch ungenügend erforscht und zweifelhaft. Unter diesen Umständen könnte es fraglich erscheinen, ob der Zeitpunkt zu einer solchen Darstellung überhaupt schon gekommen sei. Wer aber aus den vorhandenen Lehrbüchern der Physiologie ein Bild dieses Kapitels zu gewinnen sich bemüht, wird kaum zum Ziel gelangen. Und dennoch handelt es sich um einen Abschnitt, der nicht nur für den Fachmann, sondern auch für den Physiker, den Psychologen, ja jeden Gebildeten eine Fülle des Anziehenden enthält; und was die Lücken in unserer Kenntniss anlangt, so sind sie kaum grösser als in irgendeinem andern Kapitel der Lebenswissenschaft.

Bei dem Mangel aller Vorarbeiten war ich in Bezug auf Anordnung des Stoffs, Auswahl des als wichtig Hervorzuhebenden und Fortlassung des weniger Wesentlichen, Form der Darstellung ganz auf mich allein angewiesen. Gestützt auf eine in nunmehr funfzehnjähriger Lehrthätigkeit erprobte Erfahrung glaube ich selbst bei

der Behandlung schwieriger Aufgaben eine hinreichende Klarheit erreicht zu haben, um bei aufmerksamem Studium selbst dem Nichtfachmann immer verständlich zu sein. Dabei waren an einzelnen Stellen längere Auseinandersetzungen über physikalische, besonders elektrische Erscheinungen nicht zu vermeiden. Doch habe ich diese auf das Allernothwendigste beschränkt und muss diejenigen, welche Lücken finden, auf meine „Elektricitätslehre für Mediciner" (Berlin, Hirschwald) verweisen. Ebenso ist es bei einer Darstellung eines Theils der Physiologie ganz unumgänglich, hier und da den Zusammenhang mit andern Kapiteln anzudeuten, ohne auf diese näher eingehen zu können. Denjenigen, welche das Bedürfniss fühlen, diese Beziehungen weiter zu verfolgen, empfehle ich das Studium der „Grundzüge der Physiologie" von Thomas H. Huxley (Leipzig, Voss). Einige Einzelheiten, welche den Gang der Darstellung gar zu sehr aufgehalten hätten, habe ich am Schluss des Buchs in Anmerkungen und Zusätzen zusammengestellt.

Der Bestimmung des Buchs entsprechend habe ich gelehrte Nachweise, Citate u. dgl. unterlassen. Namen von Forschern, auf welche die Entdeckungen zurückzuführen sind, wurden nur hier und da gelegentlich erwähnt. Ein festes Princip wurde dabei nicht befolgt, doch schien es angemessen, das Verdienst der Hauptbegründer dieses Wissenszweiges: Ed. Weber, E. du Bois-Reymond und H. Helmholtz, an einigen Hauptpunkten nicht unerwähnt zu lassen.

Erlangen, 15. April 1877.

ROSENTHAL.

INHALT.

FÜNFTES KAPITEL.

SECHSTES KAPITEL.

SIEBENTES KAPITEL.

ACHTES KAPITEL.

NEUNTES KAPITEL.

Seite

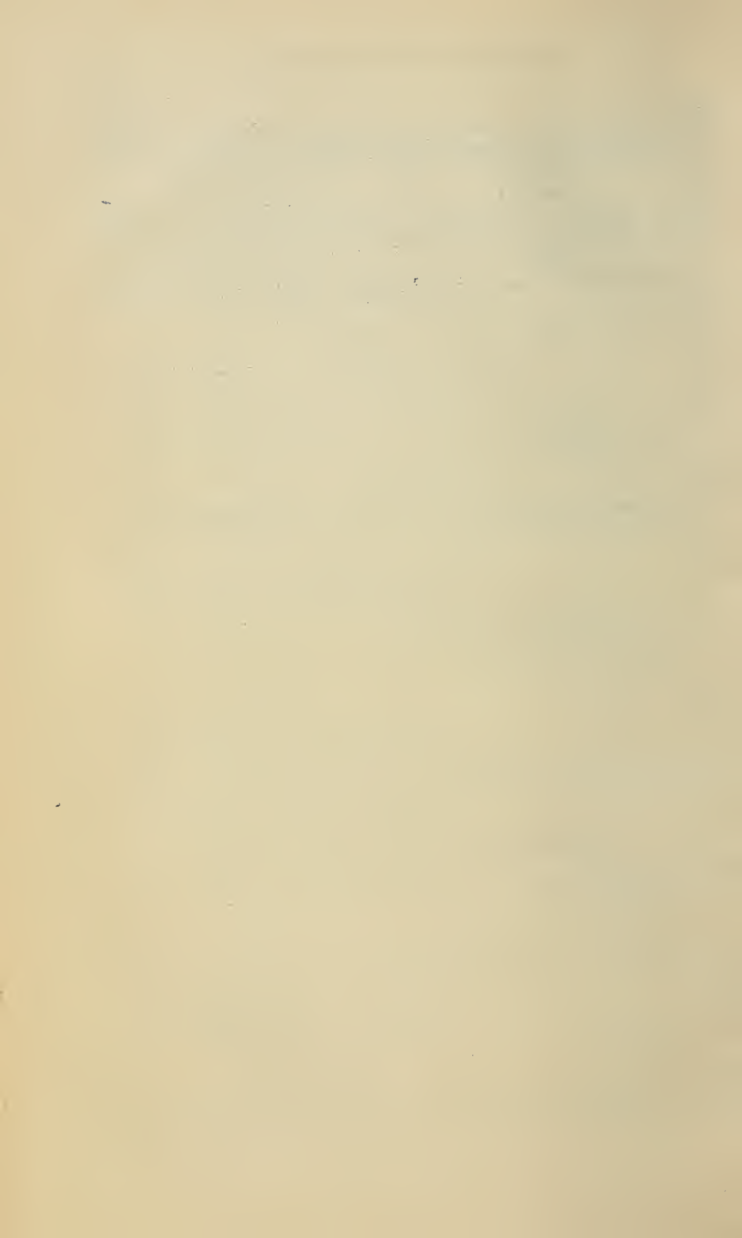
SECHZEHNTES KAPITEL.

Verzeichniss der Holzschnitte.

Berichtigung.

S. 127, Z. 3 v. o. statt: anelektrotonischen, lies: elektrotonischen

---





ERSTES KAPITEL.

1. Einleitung: Bewegung und Empfindung charakteristisch für das Thier; 2. Bewegung bei Pflanzen; 3. Molekularbewegung; 4. Einfachheit der niedersten Organismen; 5. Protoplasmabewegung und amöboide Bewegung; 6. Elementarorganismen und allmähliche Differenzirung der Gewebe; 7. Flimmerbewegung.

1. Dem Forscher, welcher sich die Erkenntniss der Lebenserscheinungen als Gegenstand seiner Studien gewählt hat, tritt wol keine anziehendere, aber auch keine schwierigere Aufgabe entgegen als die Erklärung der Bewegung und Empfindung. Durch diese Erscheinungen vorzugsweise unterscheiden sich die lebenden Wesen von den unbelebten, die Thiere von den Pflanzen. Zwar zeigen auch todte Wesen Bewegung, ja alle Naturerscheinungen beruhen nach der heutigen Vorstellung auf Bewegungen, sei es ganzer Massen, sei es der kleinsten Theilchen einer Masse. Aber die Bewegungen der Thiere sind doch von anderer Art. Das Zucken eines Polypen infolge einer Berührung, die willkürliche Bewegung meines Armes stellen sich als Erscheinungen besonderer Art dar, welche unter ganz andern Umständen auftreten als das Fallen eines Steins oder die Anziehung und Abstossung zwischen magnetischen oder elektrischen Massen. Und vollends die Empfindung, welche wir an uns selbst durch das Bewusstsein wahrnehmen, von deren Dasein bei andern Menschen wir aus ihren Mittheilungen Kenntniss er-

halten oder auf welche wir bei Menschen und Thieren aus ihrem Gebaren schliessen, scheint gar keine Analogie in der unbelebten Natur zu haben; es muss sogar zweifelhaft erscheinen, ob sie den Pflanzen zukommt. So schwierig nun auch dieser Gegenstand ist, die physiologische Untersuchung hat einen grossen Theil des Dunkels gelichtet und die bisjetzt errungenen Kenntnisse sollen den Gegenstand der folgenden Auseinandersetzungen bilden.

2. Obgleich auch bei Pflanzen Bewegungen vorkommen, welche denen ähnlich sind, die wir an Thieren beobachten, scheint doch ein wesentlicher Unterschied zwischen beiden zu bestehen. Bei der Mehrzahl der Thiere finden wir nämlich besondere Organe ausgebildet, welche vorzugsweise der Bewegung dienen. Es sind das die Muskeln, welche im wesentlichen das ausmachen, was im gewöhnlichen Leben gemeinhin als Fleisch bezeichnet wird. Derartige Organe sind bei Pflanzen bisher noch nicht beobachtet worden. Aber nicht alle Bewegungen im Thierkörper werden durch Muskeln vermittelt, und manche Arten von Bewegung kommen in ganz gleicher Weise dem pflanzlichen wie dem thierischen Organismus zu.

Am meisten in die Augen springend und am besten untersucht sind diese Bewegungen an der Sinnpflanze (*Mimosa pudica*). Vom Stamm der Sinnpflanze und von ihren Aesten gehen Blattstiele aus, deren jeder vier Blattstiele zweiter Ordnung tragen, an welchen die Blättchen unpaarig gefiedert sitzen. Erschüttert man die Pflanze, so knicken die Blattstiele plötzlich ein und senken sich, während die Fiederblättchen sich mit den obern Flächen aneinander legen, wie die beiden Hälften eines zusammengefalteten Papierblatts. Man kann diese Bewegung auch an einem einzelnen Stiel hervorrufen, am leichtesten, wenn man ihn an der Unterfläche seiner Verbindungsstelle mit dem Ast berührt oder sanft reibt. An dieser Stelle sitzt der Blattstiel mit einer kolbenförmigen Verdickung, dem

Gelenkwulst, an dem Ast auf; ähnliche Gelenkwülste befinden sich an den Ursprüngen der Blattstiele zweiter Ordnung und an den Stielen der Fiederblättchen. Durchschneidet man den Gelenkwulst, so findet man in der Mitte ein Gefässbündel und um dasselbe eine Lage sehr saftreicher Zellen, welche an der obern Seite mehr dickwandig, an der untern Seite sehr dünnwandig sind. Zwischen den Zellen finden sich mit Luft erfüllte Hohlräume. Es lässt sich nun nachweisen, dass die Bewegung oder das Einknicken dadurch zu Stande kommt, dass ein Theil der Flüssigkeit aus den Zellen in die Zwischenräume austritt, und dass das Zellgewebe infolge dessen schlaffer wird und den Stiel nicht mehr zu tragen vermag.

Eine solche Bewegung ist aber von der eigentlichen thierischen Bewegung deswegen sehr verschieden, weil bei dieser, wie wir später sehen werden, eine Zugwirkung auftritt, welche der Schwere entgegen Lasten zu heben vermag, während bei der Mimose die Schwere den Blattstiel nach abwärts führt, wenn die untere Seite des Gelenkwulstes schlaff wird. Ehe wir jedoch auf die Untersuchung dieser eigentlichen thierischen Bewegung näher eingehen, wollen wir noch eine Reihe von Bewegungserscheinungen besprechen, welche theils im Pflanzen-, theils im Thierreiche vorkommen, welche aber fast nur mit Hülfe des Mikroskops beobachtet werden können, da die dabei wirksamen Kräfte zu gering sind, um ausgiebige Bewegungen grösserer Massentheilchen zu bewirken.

3. Wir rechnen zu diesen Bewegungen nicht die sogenannte Molekularbewegung oder Brown'sche Bewegung, auf welche der berühmte englische Botaniker Brown zuerst aufmerksam gemacht hat. Wenn man pflanzliche oder thierische Theile bei einigermaassen starker Vergrösserung betrachtet, sieht man kleine Körnchen oder dergleichen in einer eigenthümlichen zitternden Bewegung begriffen. Woher kommt diese? Dass wir es nicht mit einer Lebenserscheinung

zu thun haben, geht schon daraus hervor, dass auch ganz leblose Körperchen, z. B. die Kohlentheilchen fein abgeriebener chinesischer Tusche, dieselbe Bewegung zeigen. In der That handelt es sich hier nur um Strömungen in der Flüssigkeit, durch welche die leichten in ihr schwimmenden Theilchen fortgerissen werden. Solche Strömungen entstehen aber leicht in jeder Flüssigkeit theils durch Ungleichheiten der Erwärmung, theils durch die Verdunstung, theils endlich durch die unvermeidlichen Erschütterungen des Mikroskops. So schwach diese Strömungen auch sein mögen, die von ihnen bewirkten Verschiebungen erscheinen bei der starken Vergrösserung erheblich und sind häufig schwer von Bewegungen zu unterscheiden, welche von der Lebensthätigkeit der Theile bedingt sind. Zuweilen sieht man diese Molekularbewegung auch im Innern lebender Theile, wenn in grössern oder kleinern Hohlräumen derselben kleine Körnchen in einer klaren Flüssigkeit schwimmen.

4. Bringt man einen Tropfen Wasser aus einem Weiher unter das Mikroskop, so bemerkt man darin meistens eine Anzahl lebender Wesen, die zum Theil mit grosser Geschwindigkeit hin- und herschiessen. Daneben fallen aber sehr kleine längliche oder stäbchenförmige Körperchen auf, die sich mit zitternder Bewegung schneller oder langsamer bewegen. Bei diesen ist es oft sehr schwer zu unterscheiden, ob man es mit selbstständiger oder mit Molekularbewegung zu thun habe. Man muss dann darauf achten, ob zwei nahe zusammenliegende Körperchen immer dieselben Wege zurücklegen oder ob ihre Bewegungen voneinander unabhängig erscheinen. Im letztern Falle können wir nicht behaupten, dass sie nur von Strömungen fortgerissen werden, und wir gelangen zur Ueberzeugung, dass diese einfachsten Organismen schon mit der Fähigkeit selbstständiger Bewegung begabt sind. Ueber die Natur dieser Fähigkeit wissen wir nichts Genaueres anzugeben. Die Organismen, von denen hier die Rede ist, stehen auf der niedersten

Stufe des Organischen. Sie sind lebende Wesen; denn sie bewegen sich, wachsen und vermehren sich; sie können getödtet werden, z. B. durch Siedhitze, und dann hört ihre selbstständige Bewegung auf. Das ist zunächst alles, was wir von ihnen wissen. Ihnen zunächst stehen Organismen, welche schon etwas zusammengesetzter in ihrem Bau sind. Sie stellen Klümpchen einer festweichen, körnigen Masse dar, welche man mit dem Namen Protoplasma belegt hat.* Diese festweiche, zwischen flüssigem und festem Zustande die Mitte haltende Beschaffenheit ist die charakteristische Eigenthümlichkeit alles organischen Stoffs. Sie kommt zu Stande durch die Aufnahme von Wasser in die Poren einer festen Masse, welche dadurch aufquillt und mit dem Wasser ein inniges Gemenge darstellt, in welchem Verschiebungen der Moleküle in ähnlicher, wenn auch vielleicht nicht ganz so freier Weise stattfinden können, wie sonst nur in vollkommenen Flüssigkeiten. Eine dünne Leimgallerte mag am besten eine Vorstellung von dem Aggregatzustande dieses Protoplasmas geben. Ein solches Klümpchen Protoplasma kann für sich allein ein selbstständiges lebendes Wesen vorstellen, welchem wir nach seinen Lebensäusserungen die Bezeichnung „Thier“ nicht vorenthalten können. Es bewegt sich durch eigene Kraft, scheinbar willkürlich; es nimmt Stoffe aus der umgebenden Flüssigkeit auf zu seiner Ernährung, es wächst, vermehrt sich und stirbt. Die Bewegung, welche uns hier zunächst angeht, findet in doppelter Weise statt. Einmal sieht man aus der Masse einzelne Fortsätze sich hervorstrecken; diese Fortsätze nehmen nach und nach den grössten Theil der körnigen Masse auf, sodass eine Verschiebung des ganzen Klümpchens eintritt, eine wahre Ortsbewegung des Thieres; oder die Fortsätze werden

* Zuweilen, aber nicht immer, sieht man ausser jenen feinen Körnchen im Innern des Klümpchens noch einen grössern, bläschenartigen Körper, welchen man den Kern nennt.

auch wieder eingezogen, an einer andern Stelle werden ebensolche vorgeschoben, sodass die Bewegungsrichtung geändert wird; mit einem Worte, das Thier kriecht mit Hülfe der Fortsätze auf der Glasplatte, auf welcher man es beobachtet, umher. Daneben aber sieht man im Innern des Klümpchens Strömungen der Körnchen; eine genauere Beobachtung aber lehrt, dass dieselben nur passiv bewegt werden und dass es sich dabei um eine wellenartig sich fortpflanzende Bewegungserscheinung des Protoplasmas handelt.

5. Ganz die gleichen Bewegungen, wie bei diesen selbstständig lebenden Thieren, den Amoeben, kommen

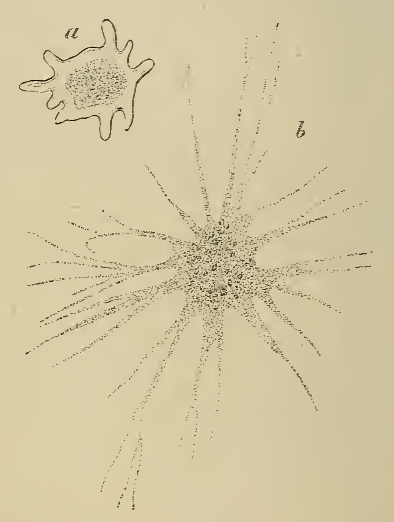


Fig. 1. Amoeben.
a. Amoeba verrucosa. *b.* Amoeba porrecta.

aber auch bei höher organisirten Wesen, Pflanzen sowol wie Thieren, vor. Alle lebenden Wesen sind im Grunde genommen aus ebensolchen Protoplasmaklümpchen zusammengesetzt, wie wir sie bei der Amoebe sehen.

Aber freilich haben die meisten dieser Protoplasmaklümpchen ihr Aussehen und damit auch ihre Eigenschaften wesentlich geändert, sodass wir nur aus der Entwickelung der Theile überhaupt wissen, dass sie aus jenen entstanden sind. Dennoch finden sich auch im ausgebildeten Organismus immer einzelne Theile, welche in allen Stücken den freilebenden Protoplasmaklümpchen der Amoeben gleichen und sich wie diese bewegen. Bringt man einen Blutstropfen unter das Mikroskop, so sieht man darin bekanntlich eine ungeheuere Zahl rother Körperchen, welchen das Blut eben seine rothe Farbe verdankt. Zwischen diesen rothen Blutkörperchen aber sieht man hier und da vereinzelt farblose oder weisse Blutkörperchen, von runder oder zackiger Form, mit körnigem Protoplasma und einem Kern. Hat man das Blut auf einem erwärmten Glase aufgefangen und beobachtet man es bei einer Temperatur von 35—40° C., so zeigen diese Blutkörperchen lebhafte Bewegungen, welche denjenigen der Amoeben vollkommen gleichen und die man daher a m ö b o i d e B e w e g u n g e n genannt hat.

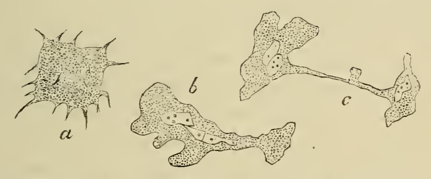


Fig. 2. Weisse Blutkörperchen vom Meerschweinchen.
a, *b*, *c*, verschiedene Formen, welche ein und dasselbe Körperchen annahm.

Sie senden Fortsätze aus und ziehen sie wieder ein, kriechen auf dem Glase umher, kurz sie verhalten sich ganz wie Amoeben, ja sie nehmen auch wie diese Stoffe aus dem umgebenden Blutwasser, z. B. Farbstoffkörnchen, welche man zugesetzt hat, in ihr Inneres auf („fressen sie“) und stossen sie nach einiger Zeit wieder aus. Auch die andere Art der oben beschriebenen Bewegung, die Protoplasmabewegung oder Körnchenströmung, wird an Theilen zusammengesetzter Organismen beobachtet.

Bringt man die feinen Haare der Brennnessel unter das Mikroskop, so sieht man, dass jedes Haar aus einem geschlossenen Sack oder Schlauch besteht, an dessen Innenwand das Protoplasma in einer dünnen Lage ausgebreitet ist. Wir haben es hier schon mit einer viel weiter gehenden Umformung des ursprünglichen Protoplasmaklümpchens zu thun, aber das Protoplasma hat doch noch seine Fähigkeit bewahrt, selbstständige Bewegungen zu bewirken. Wir sehen an der Protoplasmamasse wellenförmige Bewegungen ablaufen, durch welche die Körnchen in ein scheinbares Fliessen versetzt werden, ähnlich wie dies bei den Amoeben geschieht. Die Bewegung geht eine Zeit lang in einer Richtung fort, dann steht sie plötzlich still, beginnt wieder in entgegengesetzter Richtung; zuweilen theilt sich ein Strom, andere vereinigen sich u. s. w. Stirbt das Protoplasma ab (was z. B. durch Erwärmen herbeigeführt werden kann), dann hört jede Bewegung auf. Sie ist an die Lebenseigenschaften der Zelle gebunden.

6. Das freie Protoplasmaklümpchen, wie es die Amoebe zeigt, ist eine der einfachsten Formen eines Organismus. Solche Klümpchen können auch in Gruppen vorkommen und stellen dann eine Colonie von Organismen vor, deren jede aber noch ihre vollständige Selbstständigkeit besitzt und die untereinander vollkommen gleichartig sind. Zuweilen aber gehen dieselben Veränderungen ein, und wenn die Veränderungen der einzelnen Glieder einer Colonie in ungleicher Weise verlaufen, so entsteht daraus ein zusammengesetzter Organismus mit verschieden geformten Theilen. Jeder Theil ist ursprünglich einem vollkommen selbstständigen Organismus gleichwerthig und man hat ihn daher sehr treffend als Elementarorganismus bezeichnet. Aber mit der Veränderung der Form geht meistens auch eine Aenderung der Fähigkeiten Hand in Hand. Von den vielen Fähigkeiten, welche das Protoplasma in den ursprünglichen Formen besass, gehen einzelne verloren, andere werden besonders ausgebildet. Eine Colonie

gleichartiger Elementarorganismen können wir einem Gemeinwesen auf der niedersten Stufe der Culturentwickelung vergleichen, wo jedes Glied noch alle Verrichtungen, die zum Leben nothwendig sind, nebeneinander zu besorgen hat; einen zusammengesetzten Organismus mit verschiedenartig entwickelten und veränderten Elementarorganismen aber können wir einem modernen Staatswesen vergleichen, in dem die einzelnen Glieder die verschiedensten Thätigkeiten ausüben. Solcher Art sind die höher entwickelten Pflanzen und Thiere. Sie entstehen aus einem Haufen anfänglich ganz gleichartiger Elementarorganismen (oder Zellen, wie sie auch genannt werden); aber diese entwickeln sich in sehr verschiedener Weise, differenziren sich, wie der Schulausdruck lautet, und haben nun sehr verschiedenes Aussehen und sehr verschiedene Verrichtungen. In einigen wird die Fähigkeit, Bewegungen zu vermitteln, welche ursprünglich allem Protoplasma zukommt, besonders entwickelt, andere dienen der Empfindung, welche vielleicht oder wahrscheinlich auch dem Protoplasma als solchem schon innewohnt. Von diesen wird in den folgenden Kapiteln ausführlich gehandelt werden. Vorher aber wollen wir noch kurz eine Form solcher veränderten Zellen besprechen, in welchen die Fähigkeit zur Erzeugung von Bewegungen schon zu einem beträchtlichen Grade entwickelt ist und theils zu selbstständiger Bewegung des Zellkörpers oder des Thieres, an welchem die Zelle vorkommt, theils bei festsitzenden Gebilden zur Bewegung fremder Massen (z. B. zur Herbeiführung der Nahrung) dient.

7. Streut man auf die Gaumenhaut eines lebenden oder eben getödteten Frosches ein leichtes Pulver, z. B. fein gepulverte Kohle, so sieht man dasselbe mit ziemlicher Geschwindigkeit in der Richtung nach dem Rachen zu fortrücken. Die mikroskopische Untersuchung lehrt, dass jene Haut mit einem dichten Belag cylindrischer Zellen besetzt ist, welche palissadenartig nebeneinanderstehen. Jede dieser Zellen ist an ihrer freien Fläche

mit einer grossen Zahl feiner Haare oder Wimpern besetzt, welche fortwährend in einer bestimmten Weise in Bewegung sind, sodass sie die an ihrer Oberfläche haftende Flüssigkeit und mit ihr alle in ihr schwebenden Körperchen stets in der nämlichen Richtung forttreiben. Man bezeichnet dies als Flimmerbewegung.

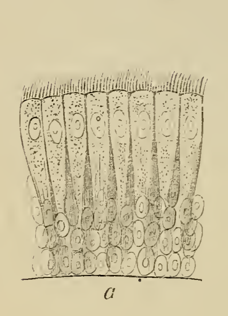


Fig. 3 a.
Wimperzellen unten spitz zulaufend und mit andern Zellen auf der Grundmembran aufsitzend.

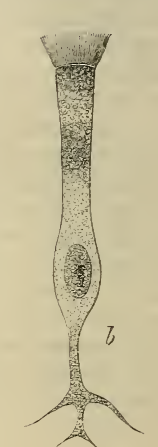


Fig. 3 b.
Eine einzelne Wimperzelle, stärker vergrössert, von etwas abweichender Gestalt.

Sie kommt im thierischen Körper sehr oft vor, z. B. in der Luftröhre und ihren Verzweigungen, wo die Bewegung nach oben gerichtet ist und dazu dient, den Schleim bis an den Kehlkopf zu befördern, von wo er dann durch einen Hustenstoss ausgeworfen werden kann. Bei manchen niedern, festsitzenden Thieren findet sich ein Wimperkranz rund um die Mundöffnung; er erzeugt hier einen Strudel, welcher Wasser und die in jenem schwimmenden Theilchen dem Thiere zur Ernährung zuführt. Andere im Wasser lebende Thierchen

sind an ihrer ganzen oder an einem Theil ihrer Oberfläche mit Wimpern besetzt und wirbeln sich damit in dem Wasser umher. Endlich findet man auch Körper, welche statt der feinen Wimperhaare nur eine längere und stärkere Geisel besitzen und durch schlängelnde Bewegungen derselben in der Flüssigkeit fortbewegt werden, wie ein Boot durch die „Wrickbewegung" eines Ruders bewegt werden kann, oder wie sich der Wassersalamander durch die schlängelnde Bewegung seines Schwanzes bewegt.

Alle diese Bewegungen kommen aber an Kraft und Ausgiebigkeit denjenigen nicht gleich, welche durch die Muskeln bewirkt werden. Die Muskeln der höhern Thiere kommen in zwei Formen vor, als glatte Muskelfasern und als quergestreifte Muskelfasern. Erstere sind lang ausgewachsene, spindelförmige Zellen mit einem stäbchenförmigen Kern und zuweilen korkzieherartig gewundenen, spitzen Enden. Letztere sind durch Zusammenwachsen oder Verschmelzung mehrerer Zellen, deren Inhalt eine bedeutende Umänderung erfahren hat, entstanden. Von diesen und ihren Eigenschaften soll in den folgenden Kapiteln ausführlich gehandelt werden.

ZWEITES KAPITEL.

1. Muskeln, ihre Form und Zusammensetzung; 2. Feinerer Bau der quergestreiften Muskelfasern; 3. Verbindung der Muskeln und Knochen; 4. Knochen und Gelenke; 5. Elasticitätsgesetz; 6. Elasticität der Muskeln.

1. Muskeln sind elastische Gebilde, welche die Fähigkeit besitzen, ihre Gestalt zu verändern, nämlich kürzer und dicker zu werden. In dem Körper der höher entwickelten Thiere bilden sie die Massen dessen, was gewöhnlich als Fleisch bezeichnet wird. Eine genauere Untersuchung des Fleisches zeigt, dass dasselbe aus Bündeln von Fasern besteht, welche an ihren Enden in weisse Stränge übergehen, die meistens an Knochen befestigt sind. Verkürzt sich ein solcher Muskel, so übt er mittels jener weissen Stränge einen Zug auf den Knochen aus, und da diese gegeneinander beweglich sind, werden sie durch die Muskelverkürzung in Bewegung gesetzt. Aber nicht alle Muskeln sind in dieser Weise angeordnet, einige bilden, ringförmig in sich selbst zurücklaufend, die Wand von Säcken oder Schläuchen, und durch deren Verkürzung wird der Binnenraum solcher Höhlen verengert und der Inhalt derselben fortgedrängt. Wie dem auch sei, jedenfalls dienen Muskeln dazu, Bewegungen hervorzubringen, entweder der Gliedmaassen gegeneinander oder auch des ganzen Thieres, oder der in den Höhlen enthaltenen Massen.

Wir wollen unsere Betrachtung zunächst nur auf die Muskeln beschränken, welche mit Knochen in Verbindung stehen und welche man deshalb Skeletmuskeln zu nennen pflegt. Solche Muskeln können verschiedene Gestalt darbieten. Zuweilen sind sie platte dünne Bänder, oder auch cylindrische Stränge, zum Theil von bedeutender Länge. Andere wieder sind in ihrer Mitte

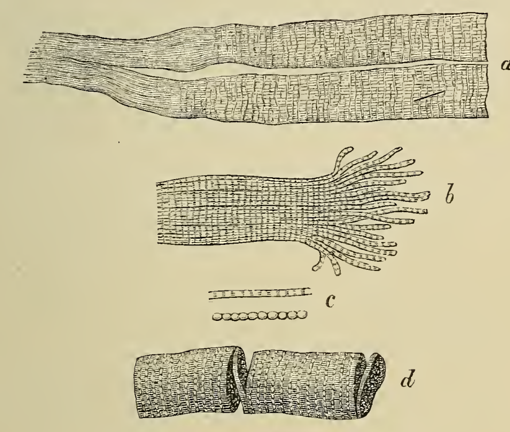


Fig. 4. Quergestreifte Muskelfasern.

a. Zwei Fasern in der Mitte durchschnitten, nach links sich in Sehnen fortsetzend. *b.* Eine einzelne Muskelfaser ihrer Scheibe beraubt und in Fibrillen zerfallend. *c.* Zwei einzelne Fibrillen. *d.* Eine Muskelfaser in Scheiben zerfallend.

dicker als an ihren Enden; man nennt dann die Mitte den Bauch, und die Enden Kopf und Schwanz des Muskels. Manche Muskeln haben zwei oder mehrere Köpfe, d. h. zwei oder mehrere Stränge, welche von verschiedenen Knochenpunkten entspringen, vereinigen sich zu einem gemeinschaftlichen Bauch. Stets jedoch besteht ein solcher Muskel, er mag äusserlich gestaltet sein wie auch immer, aus einzelnen Fasern, welche zu

Bündeln vereinigt, den ganzen Muskel zusammensetzen. Eine solche Faser, wenn sie isolirt wird, ist ausserordentlich dünn, kaum mit blossem Auge sichtbar; unter dem Mikroskop bei einer Vergrösserung von 250—300 betrachtet, stellt sie sich dar als ein Schlauch, der aus einer festen derben Wand und einem Inhalt besteht, und dieser Inhalt zeigt abwechselnd hellere und dunklere Streifen, senkrecht auf die Längsrichtung der Fasern. Aus diesem Grunde werden solche Muskelfasern zum Unterschiede von andern, die wir später kennen lernen wollen, quergestreifte Muskelfasern genannt. Wir können, um ein grobes Bild des Aussehens einer solchen Faser zu geben, sie uns vorstellen wie eine Geldrolle, deren Münzen aber durchscheinend und abwechselnd heller und dunkler sind. In der That haben einige Forscher angenommen, dass die Muskelfaser wirklich aus solchen aneinandergereihten Scheiben bestehe. Behandelt man Fasern mit gewissen chemischen Reagentien, so zerfallen sie in solche Scheiben, die zum Theil noch zusammenhängend das Bild einer auseinanderfallenden Geldrolle täuschend nachahmen. Aber es gibt andere Reagentien, welche die Faser ihrer Länge nach spalten, sodass sie in äusserst feine Fäserchen oder Fibrillen zerfällt, deren jede noch die Abwechselung dunkler und heller Stellen, welche bei der ganzen Faser die Querstreifung bewirken, erkennen lässt. Zudem lässt sich nachweisen, dass eine frisch aus dem lebenden Thiere entnommene Muskelfaser eigentlich eine flüssige oder wenigstens halbflüssige Beschaffenheit haben muss, sodass wir durchaus nicht sagen können, dass die Scheiben- oder Fibrillenbildung schon in der Muskelfaser vorhanden sei, sondern vielmehr annehmen müssen, dass beide erst Wirkungen der zugesetzten Reagentien sind, welche die ursprünglich flüssige Masse zum Erstarren gebracht und die erstarrte Masse dann in der Längs- oder Querrichtung zerklüftet hat.

2. Welches eigentlich die wahre Beschaffenheit der frischen oder, wie wir auch sagen können, der leben-

den Muskelfasern ist, lässt sich schwer bestimmen. Neuere Untersuchungen mit Hülfe der so sehr verbesserten, stark vergrössernden Mikroskope haben noch andere Unterschiede als die blosse Abwechselung heller und dunkler Streifen kennen gelehrt. Für das Verständniss des Baues der Muskelfaser sind aber besonders die Untersuchungen von E. Brücke über die Erscheinungen, welche Muskelfasern im polarisirten Licht darbieten, von Wichtigkeit. Das Licht beruht bekanntlich nach den Anschauungen der heutigen Physik auf Schwingungen eines im ganzen Weltenraum verbreiteten, in sämmtlichen Körpern enthaltenen feinen Stoffs, des Aethers. Diese Schwingungen gehen stets senkrecht auf die Fortpflanzungsrichtung der Bewegung vor sich. Innerhalb dieser senkrecht auf dem Lichtstrahl gedachten Ebenen kann ein Aethertheilchen nach den verschiedensten Richtungen hin schwingen. Unter gewissen Umständen aber schwingen sie alle nur in einer Ebene, und dann zeigt ein solcher Lichtstrahl gewisse Eigenthümlichkeiten und wird polarisirt genannt.* Manche Krystalle haben die Eigenschaft, das Licht, das durch sie hindurchdringt, zu polarisiren. Einige zerlegen dabei einen jeden Lichtstrahl in zwei Strahlen, welche gesondert aus dem Lichtstrahl austreten; sie werden deshalb doppelbrechende Körper genannt, und der isländische Kalkspat, auch Doppelspat genannt, bietet das bekannteste Beispiel eines solchen doppelbrechenden Körpers. Brücke hat nun nachgewiesen, dass von den beiden Substanzen, welche die abwechselnde Schichtung der quergestreiften Muskeln bilden, die eine das Licht unverändert hindurchgehen lässt, die andere dagegen doppelbrechende Eigenschaften besitzt. Nun ist aber, wie wir schon gesagt haben, der Inhalt einer frischen Muskelfaser eigentlich nicht

---

* Ueber diesen Gegenstand findet man Genaueres in: Lommel, Das Wesen des Lichts, („Internationale wissenschaftliche Bibliothek", VII. Bd.).

als fest, sondern vielmehr als flüssig oder doch wenigstens als festweich anzusehen, und Beobachtungen an frischen Muskelfasern zeigen, dass die Streifen durchaus nicht unveränderlich sind, sondern in ihrer Breite und ihrer Entfernung voneinander Veränderungen darbieten können. Brücke hat deshalb die Hypothese aufgestellt, dass die Muskelsubstanz an und für sich homogen oder gleichartig sei, dass aber in dieser kleine Körperchen eingelagert seien, welche doppelbrechend sind. Wo diese in grössern Mengen angehäuft und regelmässig angeordnet sind, brechen sie das Licht doppelt, und so erscheint die betreffende Stelle im ganzen doppelbrechend, während die dazwischenliegenden Stellen, welche gar keine oder wenige der betreffenden Körperchen enthalten, einfachbrechend bleiben. Bei Beleuchtung mit gewöhnlichem Licht aber, das nicht polarisirt ist, wo man über die doppelbrechenden Eigenschaften keinen Aufschluss erhalten kann, erscheinen die letztern Stellen heller, die erstern dunkler, und so entsteht das Bild der quergestreiften Muskelfaser.

3. An einer solchen Muskelfaser haben wir also den Inhalt und den ihn einhüllenden Schlauch zu unterscheiden; letzterer wird Muskelfaserschlauch oder Sarkolemma genannt. An ihm erkennt man besonders nach Zusatz von Essigsäure, durch welche die ganze Faser aufquillt und durchsichtiger wird, eine Reihe von länglichspitzigen Kernen, und ebensolche kommen auch im Innern der Muskelfaser hier und da vor. An den Enden der Muskelfaser, welche abgerundet sind und ganz gleichmässig von dem Schlauch eingehüllt werden, welcher demnach als ein langer in sich geschlossener Sack anzusehen ist, lagern sich die oben erwähnten weissen Stränge an, welche mit dem Sarkolemma fest verwachsen sind.

Sie bestehen aus starken, feinen Fäden vom Charakter des sogenannten Bindegewebes. Während eine grössere Zahl von Muskelfasern den Muskelbauch zusammen-

setzen, lagern sich auch diese Fäden zu Strängen aneinander, welche die Sehnen des Muskels genannt werden. Sie sind zuweilen nur kurz, in andern Fällen aber lang, je nach der Grösse der Muskel bald dünner, bald stärker, und dienen zur festen Vereinigung der Muskeln mit den Knochen, auf welche sie gleichsam wie Seile den Zug des Muskels übertragen. Gewöhnlich ist der eine der beiden Knochen, an welchem ein Muskel befestigt ist, weniger beweglich als der andere, sodass bei der Verkürzung des Muskels der letztere gegen den erstern herangezogen wird. In diesem Falle nennt man die Anheftung des Muskels an dem weniger beweglichen Knochen seinen Ursprung, die Anheftung an den beweglichen seinen Ansatz. So gibt es z. B. einen Muskel, welcher vom Schulterblatt und Schlüsselbein entspringt und sich an den Oberarmknochen ansetzt; wenn dieser Muskel sich verkürzt, so hebt er den Arm aus der lothrecht herabhängenden Lage in die wagerechte. Nicht immer ist ein Muskel zwischen zwei benachbarten Knochen ausgespannt. Zuweilen überspringt er einen Knochen, um sich erst an den nächstfolgenden anzusetzen. Dieser Fall ist bei mehrern Muskeln verwirklicht, welche von dem Beckenknochen entspringen und über den Oberschenkel hinziehen, um sich an den Unterschenkel anzusetzen. In solchen Fällen kann der Muskel zwei verschiedene Bewegungen bewirken; entweder nämlich streckt er das vorher gebeugte Knie, bis Ober- und Unterschenkel eine gerade Linie bilden, oder er hebt das gestreckte Bein im ganzen noch weiter und nähert es so dem Becken. Aber Ursprung und Ansatz der Muskeln

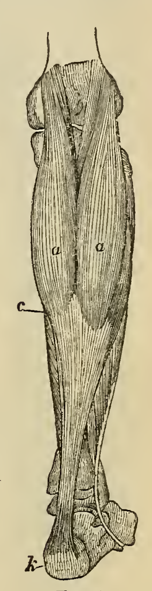


Fig. 5.
Der doppelköpfige Wadenmuskel (*M. gastrocnemius*) mit seiner Sehne. *a*, *a* sind die beiden Köpfe; bei *c* beginnt die Sehne, welche sich bei *k* an das Fersenbein anheftet.

können auch ihre Rolle vertauschen. Wenn beide Beine fest auf dem Boden aufstehen, so werden die genannten Muskeln die Schenkel nicht zu heben vermögen; wenn sie sich verkürzen, werden sie vielmehr das Becken, welches jetzt den beweglichern Punkt vorstellt, nach abwärts ziehen und damit den ganzen Oberkörper nach vorn beugen. Wollen wir daher die Wirkung der Skeletmuskeln verstehen, so müssen wir zuvor die einzelnen Knochen des Skelets und ihre Verbindungen studiren.

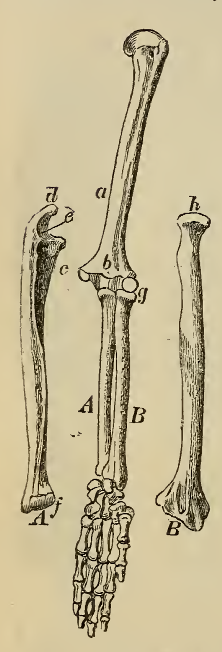


Fig. 6. Knochen des Arms. *a* der Oberarmknochen, *A* Elnbogenbein, *B* Speiche, *b*, *g* die Gelenkenden der Knochen am Elnbogengelenk.

4. Die Knochen werden je nach ihrer Gestalt in platte, kurze und lange Knochen eingetheilt. Die platten Knochen sind, wie ihr Name ausdrückt, hauptsächlich nach zwei Richtungen ausgedehnt; sie stellen dünne Tafeln dar. Bei den kurzen Knochen sind alle drei Ausdehnungsrichtungen nahezu gleich und gering. Bei den langen Knochen endlich überwiegt die Längenausdehnung bedeutend über die beiden andern. Aus solchen langen Knochen sind hauptsächlich die Extremitäten, Arme und Beine, gebildet. Der Arm z. B. besteht aus einem langen Knochen, dem Oberarmbein; daran reihen sich zwei lange Knochen, die den Vorderarm bilden (man nennt sie das Elnbogenbein und die Speiche), endlich durch Vermittelung mehrerer kurzer Knochen, welche die Handwurzel bilden, die Hand selbst; diese besteht aus den fünf Mittelhandknochen und den fünf Fingern, von denen der erste zwei, die vier andern je drei Abtheilungen haben.

An allen diesen Knochen bemerken wir (wenn wir von den Handwurzelknochen absehen) einen langen mittlern Theil, den Schaft, und zwei dickere Enden. Der Schaft ist hohl, weshalb man solche Knochen auch Röhrenknochen nennt. Die aufgetriebenen Enden sind abgerundet und mit einem glatten, knorpeligen Ueberzuge versehen. Die glatten Enden zweier aneinanderstossender Knochen passen ineinander, sodass die Knochen sich gegeneinander bewegen können, indem die Endflächen aufeinander gleiten. Eine solche Verbindung zweier Knochen nennt man ein Gelenk und die einander berührenden Endflächen der Knochen die Gelenkflächen. Je nach der Gestalt dieser Gelenkflächen ist die Bewegung, welche die Knochen gegeneinander ausführen können, verschieden. Bildet die Gelenkfläche einen Theil einer Kugelfläche, so ist die Bewegung am freiesten und kann nach allen Richtungen hin geschehen. Solche Gelenke nennt man Kugel- oder Nussgelenke. Ein Beispiel davon sehen wir am obern Ende des Oberarmbeins, welches mit einer Kugelfläche endigt, die an eine entsprechende Gelenkfläche des Schulterblattes anstösst. In andern Fällen kann die Bewegung nur in einer bestimmten Richtung geschehen, wie z. B. in der Gelenkverbindung zwischen Oberarm und Vorderarm. Solche Gelenke nennt man Scharniergelenke. Sie gestatten den Winkel zwischen beiden Theilen zu verkleinern oder zu vergrössern. Es würde zu weit führen, hier alle Gelenke und die dadurch ermöglichten Bewegungen der Knochen zu behandeln; wir wollten nur zeigen, wie die Wirkung der Muskeln durch die Knochen, zwischen welchen sie ausgespannt sind, bedingt ist. Um aber über die Fähigkeiten der Muskeln, sich zu verkürzen, Aufschluss zu erhalten, können wir sie auch von dem Knochen ablösen und für sich allein untersuchen.

Die Muskeln warmblütiger Thiere sind hierzu weniger geeignet, aber die Muskeln der Kaltblüter besitzen glücklicherweise die gleichen Eigenschaften und

behalten, was sie für die Untersuchung sehr werthvoll macht, auch nach ihrer Entfernung aus dem Thiere sehr lange Zeit die Fähigkeit sich zu verkürzen. Wir benutzen zu diesen Versuchen hauptsächlich den Frosch, wegen seines häufigen Vorkommens und seiner kräftigen Muskeln. Köpft man einen Frosch und schneidet einen Muskel des Ober- oder Unterschenkels, ohne ihn zu verletzen, heraus, so kann man seine eine Sehne in eine Zange einklemmen und seine andere Sehne mit einem Hebel in Verbindung bringen, welcher gleichsam den Knochen ersetzt, durch dessen Bewegung die Verkürzung des Muskels beobachtet werden kann.* Wir können an diesen Hebel auch Gewichte hängen und untersuchen, welche Lasten der Muskel zu heben vermag. Aber wir bemerken dabei sofort, dass der Muskel durch solche angehängte Gewichte gedehnt wird und zwar um so mehr, je schwerer das angehängte Gewicht ist. Es ist dies eine Folge der elastischen Eigenschaften des Muskels, und ehe wir an die Untersuchung der Muskelverkürzung gehen, wird es nöthig sein, vorher die Elasticität derselben einer genauern Untersuchung zu unterwerfen.

5. Elastisch nennen wir solche Körper, welche unter der Einwirkung äusserer Gewalt ihre Gestalt verändern und beim Aufhören der äussern Einwirkung dieselbe wieder annehmen. Je vollständiger dieses geschieht, desto grösser ist die Elasticität des Körpers. Die äussere Gewalt kann bestehen in einem Zug, welcher den Körper in einer Richtung ausdehnt; oder in einem Druck, welcher den Körper auf einen kleinern Rauminhalt zusammenpresst, oder in einem Zug oder Druck, der den Körper biegt. In unserm Falle haben

* Zu besserer Befestigung des Muskels ist es meist zweckmässig, an einem oder auch an beiden Muskelenden ein Stück des Knochens in Verbindung mit der Sehne zu lassen und dieses einzuklemmen.

wir es nur mit Zugkräften zu thun, welche in der Längsrichtung des Körpers wirken und denselben dehnen; wir untersuchen die Zugelasticität des Muskels. Versuche über Zugelasticität sind von den Physikern an den verschiedensten Körpern angestellt worden. Man nimmt zu diesem Versuche am besten Körper von regelmässiger Gestalt, Stäbe oder Drähte, deren Längenausdehnung ihre Dicke bedeutend übertrifft.

Befestigt man einen solchen Körper, z. B. einen Stahldraht, Glasfaden u. dgl. an seinem obern Ende unverrückt an einem Balken der Zimmerdecke, misst genau seine Länge und hängt dann Gewichte an das untere Ende, so ergibt sich, dass die Dehnungen, welche solche Gewichte hervorbringen, erstens um so grösser sind, je schwerer das dehnende Gewicht oder die Belastung ist; zweitens je länger der gedehnte Körper ist. Aber umgekehrt wird bei gleicher Länge und gleicher Belastung die Dehnung um so geringer, je dicker der Körper, d. h. je grösser sein Querschnitt ist. Letzteres lässt sich leicht erklären, wenn man annimmt, ein Stab oder Draht bestehe aus einem Bündel feiner Stäbchen oder Drähte, welche glatt nebeneinander liegen. Wählen wir z. B. zum Versuch einen Stahlstab von genau einem Quadratcentimeter Querschnitt, so können wir uns vorstellen, dieser bestehe aus 100 nebeneinander liegenden gleichlangen Stäbchen, deren jedes einen Quadratmillimeter Querschnitt hat. Hängen wir also an einen derartigen Stab ein Gewicht von 1 Kilogr. = 1000 Gr., so würde gleichsam jedes der 100 dünnen Stäbchen nur 10 Gr. zu tragen haben. Vergleichen wir damit die Dehnung eines andern Stahlstabes, welcher gleiche Länge, aber doppelten Querschnitt hat, so können wir uns diesen zweiten Stab aus 200 derartigen feinen Stäbchen zusammengesetzt denken, deren jedes einen Millimeter Querschnitt hat. Es vertheilt sich also die Last jetzt auf 200 derartige Stäbchen, und jedes derselben hat nur 5 Gr. zu tragen. Es wird dadurch erklärlich,

warum ein doppelt so dicker Stab unter derselben Belastung nur halb so stark gedehnt wird. Dass die Dehnung der Länge des gedehnten Stabes proportional ist, kann man sich folgendermaassen klar machen. Jeder Körper besteht nach der Anschauung der jetzigen Physiker aus einer Anzahl kleiner Moleküle oder Theilchen, welche durch anziehende und abstossende Kräfte in bestimmten Entfernungen voneinander gehalten werden. Wird ein solcher Stab an seinem obern Ende befestigt, und an seinem untern Ende mit einem Gewichte belastet, so werden dadurch die Moleküle um eine geringe Grösse voneinander entfernt. Die Summe aller dieser kleinen Entfernungen ist die gesammte Dehnung, die wir am untern Ende messen. Je länger ein Körper ist, desto mehr solcher kleiner Theilchen befinden sich in seiner ganzen Länge nebeneinander, desto bedeutender muss also auch die gesammte Dehnung unter sonst gleichen Umständen sein.

Aus diesen Betrachtungen ergibt sich also für die elastische Dehnung das Gesetz, welches auch durch genaue Versuche vollkommen bestätigt worden ist, dass nämlich die Dehnung direct proportional ist der Länge des gedehnten Körpers und der Schwere des dehnenden Gewichts; dagegen umgekehrt proportional dem Querschnitt des gedehnten Körpers. Man bezeichnet dieses Gesetz als das Elasticitätsgesetz von Hook und S'Gravesande. Um aber für einen bestimmten Körper die Dehnung zu finden, bedarf es noch der Kenntniss eines Factors, welcher von der Natur des Körpers abhängt; denn unter sonst gleichen Umständen ist die wirklich im Versuch gefundene Dehnung bei Stahl eine andere als bei Glas, bei diesem wieder anders als bei Blei u. s. w. Um nun für jeden Körper die Dehnungen berechnen zu können, muss man die in den Versuchen gefundenen Dehnungen auf die Einheit der Länge und des Querschnitts des belasteten Körpers und auf die Einheit der Belastung zurückführen. Man erhält dann

eine Zahl, welche aussagt, um wie viel ein Körper von bestimmter Beschaffenheit, welcher einen Meter lang ist und einen Quadratcentimeter Querschnitt hat, bei einer Belastung von einem Kilogramm gedehnt wird. Diese Zahl, welche also für jede Substanz, Stahl, Glas u. s. w. eine constante Grösse ist, nennt man den Elasticitätscoëfficienten der Substanz.

6. Man hat diese Untersuchungen auch auf organische Körper, Kautschuk, Seide, Muskeln u. s. w. ausgedehnt und dabei einige Eigenthümlichkeiten beobachtet, welche uns natürlich besonders interessiren müssen. Zunächst zeigen alle diese Körper, welche wir auch als weiche im Gegensatz zu den starren bisher in Betracht gezogenen bezeichnen können, eine viel grössere Dehnbarkeit, d. h. bei gleicher Länge, gleichem Querschnitt und gleicher Belastung werden die weichen, organischen Körper viel stärker gedehnt als die starren anorganischen. Ausserdem aber zeigen sie noch etwas besonderes. Wenn man an einen Stahldraht oder dergleichen ein Gewicht hängt, so wird er verlängert und behält dann die neue Länge so lange, als die Belastung auf ihn wirkt; nimmt man das Gewicht ab, so kehrt der Körper zu seiner frühern Länge zurück. Anders die organischen Körper. Hängen wir z. B. an einen Kautschukfaden ein Gewicht, so finden wir, dass er sofort um eine gewisse Grösse gedehnt wird. Aber wenn das Gewicht nicht entfernt wird, so sehen wir, dass der Kautschukfaden noch weiter gedehnt wird, das Gewicht sinkt immer mehr, freilich nur langsam und zwar mit der Zeit immer langsamer; aber selbst nach 24 Stunden kann man immer noch eine geringe Zunahme in der Dehnung des Fadens beobachten. Wird jetzt das Gewicht entfernt, so verkürzt sich der Faden sofort um eine beträchtliche Grösse, kehrt aber nicht ganz zu seiner ursprünglichen Länge zurück, sondern erreicht diese nur allmählich im Laufe vieler Stunden. Man bezeichnet diese Erscheinung als die nachträg-

liche Dehnung der organischen Körper. Sie zeigt sich auch am Muskel in ausgesprochenem Maasse, und erschwert natürlich Bestimmungen über die Dehnbarkeit der Muskeln, da die Messungen verschieden ausfallen je nach dem Moment, in welchem die Ablesung erfolgt. Am sichersten geht man, wenn man nur den Betrag der augenblicklich eintretenden Dehnung berücksichtigt und die nachträgliche Dehnung ganz vernachlässigt.



Fig. 7. Apparat von du Bois-Reymond zur Untersuchung der elastischen Dehnung der Muskeln.

Man hat verschiedene Apparate angegeben, um die elastischen Dehnungen des Muskels zu untersuchen. Am genauesten findet man sie mit dem von du Bois-Reymond erfundenen Apparat, der in Fig. 7 dargestellt ist. Der Muskel wird an einen festen Träger unverrückbar befestigt, indem seine obere Sehne in eine Zange eingeklemmt wird. An seine untere Sehne befestigt man mit Hülfe eines Häkchens ein leichtes Stäbchen, an welchem eine feine Theilung angebracht ist. Unterhalb dieser Theilung gabelt sich das Stäbchen in zwei Arme, die sich weiter unten wieder vereinigen, und in dem so entstehenden Raum ist eine Wagschale zum Auflegen der belastenden Gewichte angebracht. Das Stäbchen endigt schliesslich mit zwei verticalen senkrecht aufeinander stehenden dünnen Glimmerplatten, welche in ein Gefäss mit Oel tauchen und verhindern, dass das Ganze seitliche Schwankungen mache, während sie der Auf- und Abbewegung kein Hinderniss in den Weg setzen. Um nun die Dehnung des Muskels zu bestimmen,

beobachtet man die an dem Muskel befestigte Scala mit dem Fernrohr, merkt an, welcher Theilstrich der Scala mit einem im Fernrohr horizontal ausgespannten Faden zusammenfällt, legt dann Gewichte auf und beobachtet die Verlängerung, welche sich durch eine

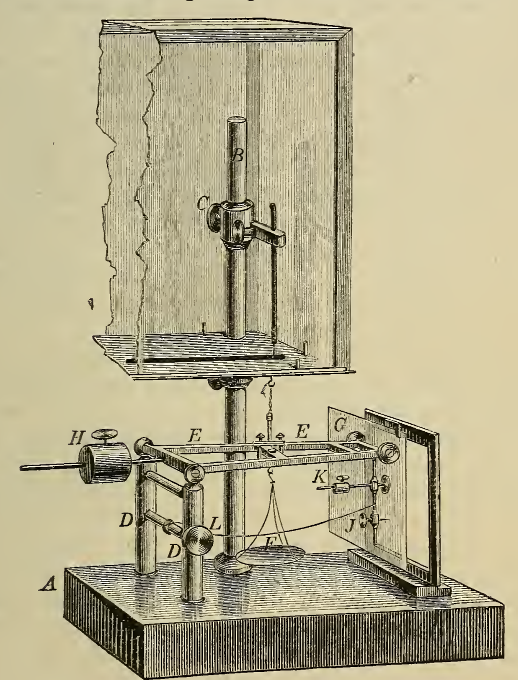


Fig. 8. Einfaches Myographion.

Verschiebung der Scala gegen den Faden bemerklich macht. Natürlich muss man, um aus den gewonnenen Zahlen die Dehnbarkeit zu berechnen, das Gewicht des an den Muskel gehängten Apparates mit in Anschlag bringen.

Man kann übrigens auch mit der oben schon kurz

erwähnten Vorrichtung Versuche über Muskelelasticität machen, indem man die Dehnungen des Muskels an den Ausschlägen des an ihm befestigten Hebels misst. Am bequemsten geschieht dies, wenn an dem Hebel eine Schreibvorrichtung angebracht wird, die an einer davorgestellten berussten Glasplatte die Bewegung des Hebels anzeichnet. Eine solche Vorrichtung nennt man Myographion oder Muskelschreiber. Sie ist in Fig. 8 in der von Pflüger angegebenen vereinfachten Form dargestellt. Der auf seine Elasticität zu untersuchende Körper ist in der Klemme *C* festgeklemmt und mit dem Hebel *EE* verbunden, dessen Spitze an der berussten Glasplatte anliegt. Das Gewicht des Hebels wird durch das Gegengewicht *H* im Gleichgewicht gehalten. Legt man auf die Wagschale *F* Gewichte, so geht der Hebel abwärts, und seine Spitze zeichnet eine gerade Linie, welche den Betrag der Dehnung zu messen gestattet.

Auf die eine oder andere Weise untersucht, zeigt sich nun aber in den Muskeln noch eine andere Abweichung von dem Verhalten der starren Körper, welche übrigens gleichfalls sämmtlichen weichen Körpern eigen ist. Am Stahl u. dgl. haben wir gefunden, dass die Dehnungen den Belastungen genau proportional sind, d. h. wird ein gewisser Stahldraht durch 1 Kilogr. um 1 mm. gedehnt, so beträgt die Dehnung bei 2 Kilogr. Belastung 2 mm., bei 3 Kilogr. Belastung 3 mm. u. s. f. Anders der Muskel und die übrigen weichen Körper. Sie sind bei schwachen Belastungen verhältnissmässig dehnbarer als bei stärkern. Ein Muskel z. B. wird durch 10 Gr. Belastung um 5 mm. gedehnt; durch 20 Gr. Belastung aber nicht um 10 mm., sondern vielleicht nur um 8 mm.; durch 30 Gr. Belastung nur um 10 mm. u. s. f. Die Dehnung wächst also bei steigender Belastung immer weniger und wird zuletzt unmerklich, bis man an die Grenze gelangt, wo der Muskel durch das angehängte Gewicht zerrissen wird. Wir müssen dieses Verhalten

betonen, weil die Elasticitätsverhältnisse bei der Wirkung der Muskeln eine wichtige Rolle spielen. Wenn ein Muskel sich verkürzt, vermag er ein Gewicht zu heben. Dasselbe Gewicht dehnt aber den Muskel und aus dem Gegeneinanderwirken der beiden Kräfte, dem Verkürzungsbestreben und der elastischen Dehnung, ergibt sich, wie wir sehen werden, die schliessliche Wirkung, auf welcher die Arbeitsleistung beruht.

DRITTES KAPITEL.

1. Reizbarkeit des Muskels; 2. Zuckung und Tetanus; 3. Hubhöhe und Arbeitsleistung; 4. Innere Arbeit beim Tetanus; 5. Wärmebildung und Muskelton; 6. Formveränderung bei der Zusammenziehung.

1. Wenn wir einen Froschmuskel aus dem Körper ausschneiden und in dem oben beschriebenen Myographion befestigen, so werden wir niemals beobachten, dass er sich von selbst verkürzt. Oder wenn er dies einmal thun sollte, so können wir sicher sein, dass irgendeine zufällige, von uns nur nicht wahrgenommene Ursache von aussen her auf ihn eingewirkt hat. Dagegen können wir jederzeit die Verkürzung des Muskels herbeiführen, wenn wir ihn mit einer Pincette kneipen oder mit einer starken Säure betupfen oder andere äussere Einwirkungen auf ihn wirken lassen, die wir noch kennen lernen werden. Der Muskel geräth also niemals von selbst in Verkürzung, er kann aber dazu veranlasst werden. Und diese Fähigkeit des Muskels setzt uns in den Stand, den Zustand der Verkürzung willkürlich herbeizuführen und die Art und Weise seines Zustandekommens wie die Erscheinungen, welche dabei auftreten, genauer zu erforschen.

Das Myographion, welches die Verkürzung des Muskels durch die mit letzterm verbundene Zeichenspitze auf der berussten Glasplatte aufzeichnet und damit zugleich die Grösse der Verkürzung zu messen gestattet,

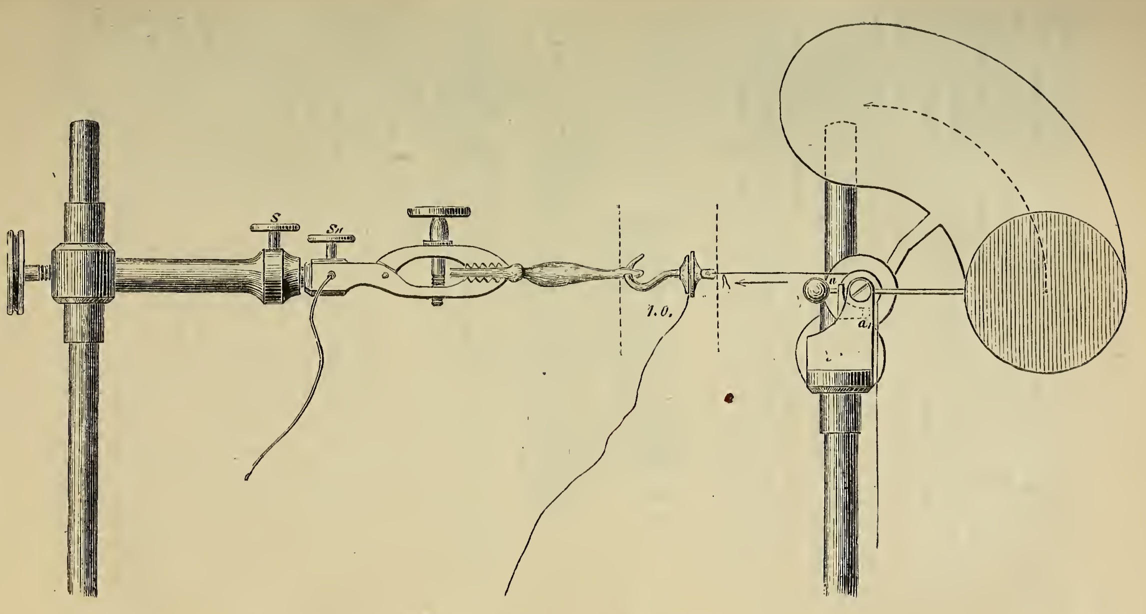


Fig. 9. Muskeltelegraph von E. du Bois-Reymond.

wird uns später noch wichtige Dienste leisten. Für unsern jetzigen Zweck aber, nämlich zu erkennen, ob unter gewissen Umständen eine Verkürzung auftritt oder nicht, ist es nicht sehr bequem. Wir ersetzen es daher durch einen andern Apparat, welchen E. du Bois-Reymond namentlich für Vorlesungsversuche angegeben hat, und den er Muskeltelegraph nennt. Der Muskel wird in einer Klemme befestigt; sein anderes Ende wird durch einen Haken mit einem Faden verbunden, welcher über eine Rolle läuft. Die Rolle trägt einen langen Zeiger und an diesem ist eine gefärbte Scheibe befestigst. Verkürzt sich der Muskel, so dreht er die Rolle und hebt die Scheibe, was selbst in grösserer Entfernung leicht sichtbar ist. Ein um die Rolle geschlungener zweiter Faden trägt einen Eimer von Messingblech, der mit Schrotkörnern gefüllt werden kann, um den Muskel mehr oder weniger zu belasten.

Solche Einwirkungen, welche den Muskel zur Verkürzung veranlassen, wie das Kneipen oder das Betupfen mit Säure, nennt man Reize und man sagt, der Muskel sei reizbar, weil er eben durch Reize zur Verkürzung veranlasst werden kann. Die oben angeführten Reize waren mechanische und chemische; sie haben den Nachtheil, dass der Muskel, wenigstens an der angegriffenen Stelle, zerstört oder doch so verändert wird, dass er aufhört reizbar zu sein. Es gibt aber eine andere Art von Reiz, welche diesen Nachtheil nicht hat. Verbinden wir die Zange, welche das obere Muskelende trägt, und den Haken, welcher an seinem untern Ende befestigt ist, mit den beiden Belegungen einer geladenen Kleist'schen oder Leydener Flasche, so geht in dem Moment, wo diese Verbindung hergestellt wird, die Entladung vor sich und ein elektrischer Schlag fährt durch den Muskel. In demselben Augenblick sehen wir den Muskel sich verkürzen und mit einem plötzlichen Ruck die Scheibe in die Höhe schleudern. Um den Versuch zu wiederholen,

müssten wir die Kleist'sche Flasche von neuem laden. Wir können aber solche elektrische Schläge auf bequemere Weise erzeugen mit Hülfe der sogenannten Induction. Nehmen wir zwei Rollen von übersponnenem Kupferdraht und verbinden die Enden der einen mit dem Muskel. Durch die andere Rolle *A* leiten wir einen elektrischen Strom von einer Batterie. Da beide Rollen durchaus voneinander isolirt sind, kann dieser Strom, welcher durch die Rolle *A* geht, durchaus nicht in die Rolle *B* und den mit dieser verbundenen Muskel eindringen. Wenn wir aber den elektrischen Strom in der Rolle *A* plötzlich unterbrechen, so entsteht in der Rolle *B* ein plötzlicher elektrischer

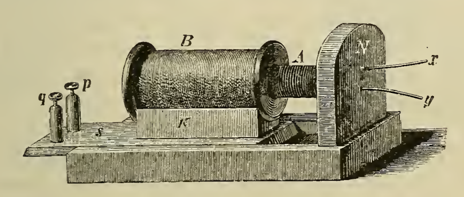


Fig. 10. Inductionsrollen.

Die Rolle *A* ist mit Hülfe der Drähte *x* und *y* mit der Batterie verbunden; die Rolle *B* mit Hülfe von Drähten, die in *p* und *q* eingeklemmt sind, mit dem Muskel.

Schlag, ein sogenannter Inductionsschlag, und dieser geht durch den Muskel und reizt ihn, d. h. wir sehen in dem Moment der Oeffnung des Stromes in der Rolle *A* eine plötzliche Verkürzung des Muskels, welche die mit ihm verbundene Scheibe in die Höhe schleudert. Dasselbe geschieht, wenn wir den Strom in der Rolle *A* wieder schliessen, und wir haben somit in dem elektrischen Reiz ein einfaches und bequemes Mittel, beliebig oft in dem Muskel eine solche plötzliche Verkürzung hervorzubringen. Wir wollen sie eine Zuckung nennen und wir ersehen aus den bisher beschriebenen Versuchen, dass ein einzelner elektrischer Schlag, wie ihn die Entladung einer Kleist'schen Flasche bietet, oder der

ihm ähnliche Inductionsschlag das bequemste Mittel ist, eine solche Zuckung beliebig oft hervorzurufen.

Aber auch der elektrische Strom der Batterie selbst kann auf den Muskel als Reiz wirken. Verbinden wir die Pole der Batterie mit dem Muskel, so strömt ein constanter Strom durch denselben. Wir wollen den einen Verbindungsdraht aus zwei Stücken bestehen lassen und zwischen diesen durchschnittenen Enden ein kleines mit Quecksilber gefülltes Näpfchen einschalten. Das eine Ende des Drahtes lassen wir ein für allemal in das Quecksilber eintauchen; das andere Ende krümmen wir in die Gestalt eines Hakens, den wir bequem in das Quecksilber eintauchen und wieder herausnehmen können. So können wir mit Leichtigkeit den Strom im Muskel schliessen, und wenn es uns beliebt wieder unterbrechen. Was sehen wir in diesem Falle? In dem Moment der Schliessung des Stromes erfolgt eine Zuckung, ganz gleich derjenigen, welche durch einen elektrischen Schlag hervorgerufen wurde. Der Muskel verkürzt sich, die Scheibe wird emporgeschleudert und fällt wieder zurück. Aber sie kehrt nicht ganz in ihre frühere Lage zurück; sie bleibt etwas erhoben und zeigt uns so, dass der Muskel jetzt dauernd verkürzt ist, und diese Verkürzung hält an, solange der constante Strom durch den Muskel fliesst.

Unterbrechen wir den Strom, so sehen wir zuweilen, nicht immer, eine Zuckung, welche den Hebel in die Höhe schleudert, dann aber nimmt der Muskel seine natürliche Länge wieder an und bleibt in dieser, bis ein neuer Reiz ihn trifft.

2. Wir sehen aus diesen Versuchen, dass der Muskel zwei Arten der Verkürzung darbietet; nämlich die kurz dauernde Verkürzung, die wir Zuckung nannten, und eine länger dauernde, wie sie der constante elektrische Strom hervorbringt. Diese länger dauernde Verkürzung können wir aber noch besser erzeugen,

wenn wir einen Reiz, der an und für sich nur eine einzelne Zuckung hervorbringen würde, schnell vielmals hintereinander auf den Muskel wirken lassen. Am meisten eignet sich hierzu der Inductionsstrom, welchen wir beliebig oft durch Schliessen und Oeffnen eines andern Stromes erzeugen können. Nehmen wir wieder die beiden Rollen *A* und *B* (Fig. 10 auf S. 31); verbinden wir *A* mit einer Kette, *B* mit dem Muskel. In den Kreis der Kette, welcher die Rolle *A* enthält, schalten wir ausserdem eine Vorrichtung ein, welche den Strom schnell hintereinander wiederholt zu schliessen und zu öffnen gestattet. Wir bedienen uns dazu eines sogenannten Blitzrades. Das Rad *z* ist aus einer leitenden Substanz, z. B. Kupfer, gefertigt und hat an seinem Umfange Zähne eingeschnitten, ähnlich wie das Steigrad einer Uhr. An diesem Umfang schleift der federnde Kupferdraht *b*. Die Achse des Rades sowie der Draht *b* sind vermittels der Klemmschrauben *d* und *f* mit den Leitungsdrähten verbunden. Steht die Feder auf einem Zahn des Radumfangs, so kann der Strom durch das Rad und somit auch durch die Rolle *A* gehen; er ist aber unterbrochen während der Zeit, wo die Feder von einem Zahn zum andern überspringt. Indem wir nun das Rad um seine Achse drehen, bekommen wir also abwechselnde Schliessungen und Oeffnungen des Stromes in der Rolle *A*. In der danebenstehenden Rolle *B* entstehen demnach fortwährend Inductionsströme, welche in schneller Aufeinanderfolge den Muskel durchströmen. Jeder dieser Ströme reizt den Muskel; aber da sie so schnell aufeinanderfolgen, hat der Muskel nicht Zeit dazwischen zu erschlaffen, und bleibt dauernd zusammengezogen. Eine solche dauernde Zusammen-

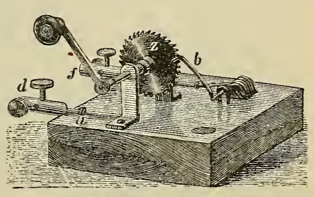


Fig. 11. Blitzrad.

ziehung nennen wir zum Unterschied von einer einzelnen Zuckung einen Tetanus des Muskels.

Es gibt noch eine andere Art, die häufig wiederholte Schliessung und Oeffnung des Stromes zu bewirken, nämlich durch einen selbstthätigen Apparat, welcher durch den Strom selbst in Bewegung gesetzt wird. Wir nennen ihn den Wagner'schen Hammer. Er ist in Fig. 12 abgebildet. Der Strom der Kette wird durch die rechts gezeichnete Säule der platten Neusilberfeder *oo* zugeleitet. Auf dieser ist ein kleines Platinplättchen *c* aufgelöthet, welches durch die Federkraft gegen die darüber befindliche Spitze angedrückt wird. Von dieser gelangt der Strom zu den Windungen eines kleinen Elektromagneten und nachdem er diese durchlaufen, durch die links angebrachte Klemme zur Kette zurück. An der Feder *oo* befestigt schwebt über den Polen des Elektromagneten ein Anker von weichem Eisen, *n*. Indem dieser von dem Elektromagneten angezogen wird, reisst er das Plättchen *c* von der Spitze ab und unterbricht den Strom. Dadurch aber verliert der Elektromagnet seinen Magnetismus; er lässt den Anker los und das Plättchen wird durch die Wirkung der Feder gegen die Spitze angedrückt. Indem dadurch der Strom wieder geschlossen wird, erlangt der Elektromagnet von neuem seine Kraft, zieht den Anker wieder an, unterbricht den Strom von neuem, und so geht es fort, solange die Kette zwischen der Säule rechts und der Klemme links eingeschaltet bleibt. Will man diesen Hammer zur Erregung von Inductionsströmen benutzen, so schaltet man die Rolle

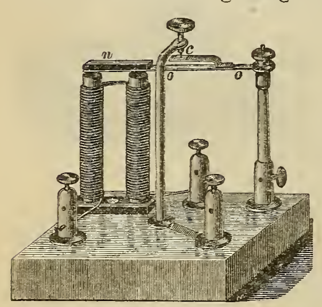


Fig. 12. Wagner'scher Hammer.

A (des Apparats Fig. 10, S. 31) zwischen den beiden rechts gezeichneten Klemmen ein.*

Man kann den Wagner'schen Hammer in vereinfachter Form mit der Rolle *A* ein für allemal verbinden. Die zweite Rolle *B* setzt man dann am besten auf einen Schlitten, mit welchem sie auf einer Schlittenbahn der Rolle *A* mehr oder weniger genähert werden kann; hierdurch ist man im Stande, die Stärke der in ihr erzeugten Inductionsströme nach Belieben abzustu-

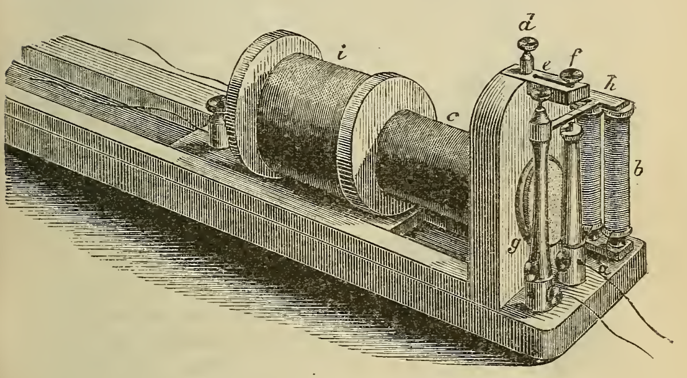


Fig. 13. Schlitteninductorium von du Bois-Reymond.

fen. Einen solchen Apparat stellt Fig. 13 vor. Die zweite Rolle, in welcher die Inductionsströme entstehen, ist hier mit *i*, die erste Rolle, durch welche die constanten Ströme fliessen, mit *c* bezeichnet; *b* ist der Elektromagnet; *h* der Anker des Hammers; *f* eine Schraube, an deren Berührungsstelle mit dem auf der obern Fläche der Neusilberfeder angebrachten Plättchen der Strom geschlossen und unterbrochen wird.

* Soll der Wagner'sche Hammer für sich allein in Gang gesetzt werden, so müssen diese Klemmen durch einen Draht verbunden sein, wodurch erst die Leitung von der Spitze zu den Windungen des Elektromagnets vervollständigt wird.

Einen solchen Apparat bezeichnet man als Schlitteninductorium. Wir haben nur nöthig, die Enden der Rolle *i* mit dem Muskel zu verbinden, zwischen den Säulen *a* und *g* die Kette einzuschalten. Dann wird sofort das Spiel des Hammers beginnen; die in *c* erzeugten Inductionsströme werden durch den Muskel gehen und der Muskel wird sich tetanisch zusammenziehen.

Statt die Rolle *i* unmittelbar mit dem Muskel zu verbinden, führen wir besser die Drähte von der Rolle zu den beiden Klemmen *b* und *c* des in Fig. 14 abgebildeten Apparats, welchen wir Schlüssel zum Tetanisiren oder auch Vorreiberschlüssel nennen. Von denselben Klemmen *b* und *c* gehen zwei andere Drähte zum Muskel weiter. Wenn nun das Inductorium arbeitet, so wird der Muskel in Tetanus gerathen. Sobald wir aber den Hebel *d* herunterdrücken, sodass er *b* und *c* miteinander verbindet, kann der Strom der Rolle *i* durch diesen Hebel gehen. Da nun der Hebel *d* aus einem kurzen dicken Messingstück gebildet ist, welches dem Strome fast gar keinen Widerstand bietet, während der Muskel einen grossen Widerstand hat, so geht fast nichts von dem Strome durch den Muskel, sondern alles durch den Hebel *d*. Der Muskel bleibt also in Ruhe. Sobald wir aber den Hebel *d* wieder heben, müssen die Inductionsströme wieder durch den Muskel gehen. Ein Druck auf den Griff des Hebels *d* genügt also, den Tetanus nach Belieben hervorzurufen und wieder zu

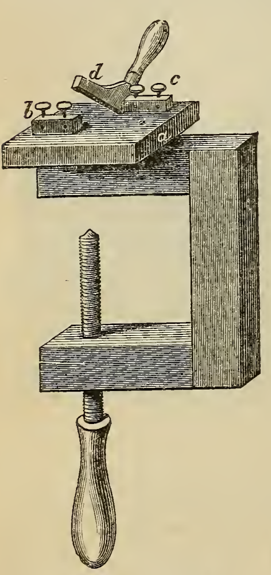


Fig. 14. Vorreiberschlüssel von du Bois-Reymond.

beseitigen, und so sind wir in den Stand gesetzt, diesen Vorgang in dem Muskel genauer zu studiren.

Wir haben jetzt den Muskel in zwei Zuständen kennen gelernt. In dem gewöhnlichen, in welchem er sich in der Regel im Körper und nach der Herausnahme aus demselben befindet, und in dem der Verkürzung, welche durch Reize hervorgerufen wird. Wir wollen den ersten Zustand den der Ruhe, den zweiten den der Thätigkeit des Muskels nennen. Die Thätigkeit des Muskels tritt in zwei Formen auf, als plötzliche, einmalige Verkürzung oder Zuckung und als dauernde Zusammenziehung oder Tetanus. Letzterer ist wegen seiner längern Dauer leichter zu untersuchen. Für viele Fragen ist es gleichgültig, ob wir sie am zuckenden oder am tetanisirten Muskel studiren. Wir werden daher in den folgenden Untersuchungen uns je nach den Umständen bald der einen, bald der andern Reizungsart bedienen.

3. Wenn wir an den Muskel ein Gewicht hängen, ihn belasten, so ist er im Stande diese Belastung zu heben, sobald er in Thätigkeit versetzt wird. Er hebt die Last auf eine bestimmte Höhe und leistet dabei eine Arbeit, welche nach den Principien der Mechanik in Zahlen ausgedrückt werden kann, indem wir das gehobene Gewicht mit der Höhe, auf welche es gehoben worden ist, multipliciren. Diese Höhe, bis zu welcher das Gewicht gehoben wird, die Hubhöhe des Muskels, können wir messen, wenn wir das schon beschriebene Myographion benutzen. Wenn an den Hebel des Myographions das Gewicht gehängt wird, so wird zunächst der Muskel gedehnt. Wir legen jetzt den Schreibstift an die Glasplatte des Myographions an, und lassen den Muskel sich zusammenziehen, indem wir durch Oeffnung des Schlüssels den Inductionsströmen den Zutritt zum Muskel gestatten. Der Muskel verkürzt sich und seine Hubhöhe wird auf der berussten Glasplatte durch einen verticalen Strich an-

gezeichnet. Stellen wir nun eine Reihe von Versuchen mit demselben Muskel, aber verschiedenen Belastungen an, so finden wir, dass der Muskel nicht jede Last auf die gleiche Höhe zu heben im Stande ist. Bei geringen Belastungen ist die Hubhöhe gross. In dem Maasse, wie die Belastung wächst, wird die Hubhöhe geringer und zuletzt bei einer bestimmten Belastung ganz unmerklich. Fig. 15 ist die Copie einer solchen Versuchsreihe. Die unter jedem verticalen Strich stehende Zahl gibt die Grösse der Belastung in Grammen an, welche gehoben wurde; die Höhe der Striche ist das Doppelte der wahren Hubhöhe, da unser Apparat dieselben zweimal vergrössert darstellt. Zwischen je zwei Versuchen wurde die Glasplatte um eine kleine

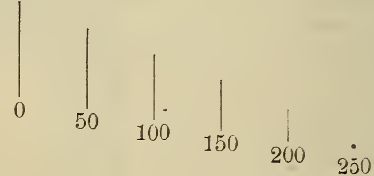


Fig. 15. Hubhöhe bei verschiedenen Belastungen.

Strecke verschoben, damit die einzelnen Hubhöhen nebeneinander aufgezeichnet werden konnten. Die erste dieser Hubhöhen mit 0 bezeichnet, wurde bei gar keiner Belastung ausgeführt. Das Gewicht des Schreibhebels selbst war durch ein Gegengewicht äquilibrirt. Man sieht, dass hierbei die Hubhöhe am grössten ist. Die folgenden Hubhöhen beginnen alle von etwas niedrigern Punkten, weil durch die Belastungen der Muskel gedehnt wurde. Aber sie erheben sich auch um immer geringere Grössen und zuletzt bei einer Belastung von 250 Gr. ist die Hubhöhe Null.

Wir sehen also aus dieser Versuchsreihe, dass mit steigender Belastung die Hubhöhen immer kleiner werden. Welche Folgerung ergibt sich daraus für die Arbeitsleistung des Muskels? Für die Belastung 0 ist die

Hubhöhe gross; da aber hier nichts gehoben wurde, so ist auch die geleistete Arbeit = 0. Bei der grössten Belastung von 250 Gr. ist die Hubhöhe 0; also wurde auch hier keine Arbeit geleistet. Nur bei den zwischenliegenden Belastungen leistete der Muskel Arbeit und zwar wuchs diese anfänglich bis zur Belastung von 150 Gr. und nahm dann wieder ab. Berechnen wir nämlich die geleistete Arbeit für jede der aufgezeichneten Zuckungen, so erhalten wir folgende Werthe:

Belastung:	0	50	100	150	200	250	Gr.
Hubhöhe:	14	9	7	5	2	0	mm.
Geleistete Arbeit:	0	450	700	750	400	0	Gr. mm.

Dieselbe Erfahrung können wir nun mit jedem andern Muskel machen, und wir können ganz allgemein den Satz aufstellen, dass es für jeden Muskel eine bestimmte Belastung gebe, für welche seine Arbeitsleistung am grössten ist; für kleinere und grössere Belastungen wird die Arbeitsleistung geringer. Aber die Werthe der Hubhöhen für eine und dieselbe Belastung sind für verschiedene Muskeln nicht immer dieselben. Vergleichen wir dünne und dicke Muskeln miteinander, so sehen wir zunächst, dass dicke Muskeln bei steigender Belastung weniger gedehnt werden, dass aber auch die Abnahme der Hubhöhe bei steigender Belastung langsamer erfolgt, sodass dicke Muskeln viel grössere Lasten zu heben im Stande sind als dünne. Auf der andern Seite sehen wir, dass bei gleicher Dicke die Hubhöhe um so grösser ausfällt, je länger die Muskelfasern sind. Die Hubhöhen wachsen bei gleicher Belastung mit der Länge der Muskelfasern. Sie nehmen ab mit steigender Belastung, und zwar schneller bei dünnen als bei dicken Muskeln.

4. Bei der Berechnung der Arbeitsleistung eines Muskels kommt nur die Hebung des Gewichts in Betracht. Bei der gewöhnlichen Art, den Muskel zu reizen, sinkt aber bei jeder Zuckung das gehobene

Gewicht wieder auf seine frühere Höhe zurück. Die bei der Zuckung geleistete Muskelarbeit geht also wieder verloren; sie wird wahrscheinlich in Wärme verwandelt. Man kann jedoch das Gewicht in der Höhe, auf welche es der Muskel gehoben hat, festhalten. A. Fick hat dies auf eine sinnreiche Weise erreicht, indem er den Muskel an einem leichten Hebel arbeiten liess, der bei jeder Hebung ein Rad mitnimmt, während er beim Wiederheruntersinken dasselbe unbewegt lässt. Um die Achse des Rades ist ein Faden geschlungen, an welcher das Gewicht hängt. Durch diese Anordnung wird bewirkt, dass der Muskel bei jeder Zuckung das Rad um eine geringe Grösse dreht und so das Gewicht langsam in die Höhe windet. Lässt man den Muskel mehrmals hintereinander zucken, so steigt das Gewicht bei jeder Zuckung etwas höher und man erhält zuletzt die Summe aller bei den einzelnen Zuckungen geleisteten Arbeiten. Fick hat deshalb den Apparat „Arbeitssammler" genannt. Wir haben in ihm ein Modell der Art, wie auch im Grossen die Arbeit einzelner Muskelleistungen summirt wird. Wenn Arbeiter eine Last mittels einer Haspel oder Winde aufwinden, so bringt man an der Achse ein Sperrrad und einen Sperrhaken an, welche die Drehung in der einen Richtung gestatten, die entgegengesetzte aber verhindern. Die einzelnen Muskelanstrengungen, welche das Gewicht heben, können sich dann summiren, ja die Arbeiter können längere Pausen eintreten lassen, ohne dass der Erfolg der einmal geleisteten Arbeit durch ein Zurücksinken des Gewichts wieder vernichtet würde.

Anders als bei der einzelnen Zuckung ist das Verhältniss beim Tetanus. Hier leistet der Muskel zunächst Arbeit, indem er das Gewicht hebt, dann aber verhindert er es durch eigene Anstrengung am Fallen. Wir können daher von der Hubhöhe noch die Traghöhe unterscheiden, d. h. diejenige Höhe, auf welcher das Gewicht dauernd getragen wird. Bei diesem Act leistet der Muskel eigentlich keine Arbeit im Sinne der

Mechanik, denn Arbeit besteht nur in Hebung eines Gewichts. Wenn ich einen Stein bis zur Tischhöhe hebe, so leiste ich damit eine bestimmte Arbeit; lege ich ihn auf den Tisch, so drückt er vermöge seiner Schwere auf denselben; der Tisch verhindert ihn am Fallen, aber man kann nicht sagen, dass der Tisch dabei Arbeit leiste. Ebenso ist es mit dem Muskel. Wenn ich ein Gewicht mittels meiner Armmuskeln bis zur Schulterhöhe hebe und dann den Arm horizontal halte, so verhindern die Armmuskeln das Gewicht am Fallen; sie spielen dabei eine ähnliche Rolle wie der Tisch; leisten also keine Arbeit im Sinne der Mechanik. Nichtsdestoweniger weiss jeder, wie schwer es ist, ein Gewicht in dieser Weise längere Zeit zu halten, und wir fühlen es an der bald eintretenden Ermüdung, dass hierbei im physiologischen Sinne wol gearbeitet wird. Wir können diese Arbeitsleistung als innere Arbeit des Muskels im Gegensatz zur äussern, welche er bei Hebung von Gewichten leistet, bezeichnen.

5. Worauf beruht nun die Arbeitsleistung des Muskels überhaupt? Wir sind berechtigt anzunehmen, dass auch hier, wie in andern Fällen, die Arbeit nicht von selbst entsteht, sondern auf Kosten einer Kraftleistung zu Stande kommt. Untersuchen wir nun den Muskel während des thätigen Zustandes, so finden wir, dass in ihm chemische Processe vorgehen, welche zwar im einzelnen noch nicht ganz bekannt sind, aber doch auf einer Oxydation eines Theiles der Muskelsubstanz beruhen müssen, da sie mit Wärmebildung und Entwickelung von Kohlensäure verbunden sind. In dieser Beziehung verhält sich also der Muskel ähnlich einer Dampfmaschine, in welcher gleichfalls unter Entwickelung von Wärme und Bildung von Kohlensäure Arbeit geleistet wird. Soviel ist klar: ein Theil der Stoffe, welche den Muskel zusammensetzen, wird bei der Thätigkeit oxydirt, und die durch diesen chemischen Process frei gewordene Energie ist die Quelle der geleisteten Muskel-

arbeit. Nun können wir zwar bei einer einzelnen Muskelzuckung schon eine Wärmebildung im Muskel nachweisen; beim Tetanus aber wird diese Wärmebildung viel beträchtlicher, und da Wärme nur eine andere Form von Bewegung ist, so können wir daraus schliessen, dass während des Tetanus die ganze durch die chemischen Processe erzeugte Kraft in Wärme umgesetzt wird, während bei der Hebung eines Gewichts im Beginn des Tetanus oder bei der einzelnen Zuckung ein Theil derselben in Form mechanischer Arbeitsleistung auftritt.

Es gibt noch eine andere Thatsache, welche beweist, dass in dem tetanisch zusammengezogenen Muskel trotz der scheinbaren äussern Ruhe im Innern Bewegungen stattfinden müssen. Ein solcher Muskel gibt nämlich ein Geräusch oder einen Ton. Setzt man auf einen Muskel, z. B. des Oberarms, ein Hörrohr auf und lässt dann den Muskel sich zusammenziehen, so hört man ein tiefes summendes Geräusch. Man kann dasselbe auch sehr laut und deutlich wahrnehmen, wenn man die äussern Gehörgänge mit Wachspfropfen verstopft und dann die Muskeln des Gesichts zusammenzieht; oder wenn man den kleinen Finger fest in den äussern Gehörgang stopft und dann die Muskeln des Arms zur Zusammenziehung bringt. Im letztern Falle leiten die Knochen des Arms den Muskelton dem Ohre zu. Dieser Muskelton beweist offenbar, dass im Innern des Muskels Schwingungen vor sich gehen müssen, so scheinbar stetig die Form desselben verändert ist. Wir haben nun gefunden, dass ein solcher scheinbar stetiger Tetanus durch einzelne schnell aufeinanderfolgende Reize hervorgebracht wird, und Helmholtz hat nachgewiesen, dass jedem dieser Reize in der That eine Schwingung entspricht; denn wenn man die Zahl der einzelnen Reize verändert, so ändert sich auch der Ton des Muskels, und die Höhe des Muskeltons entspricht stets genau der Zahl der ihn treffenden Reize. Wenn wir dennoch an dem tetanischen Muskel gar

keine Gestaltveränderung bemerken, so kann dies nur davon herrühren, dass im Innern des Muskels Bewegungen seiner Theilchen stattfinden, welche den Ton verursachen, während die äussere Form ungeändert bleibt. Etwas Aehnliches sehen wir an Stäben, die in longitudinale Schwingungen versetzt werden und die gleichfalls tönen, ohne dass äusserlich eine Formveränderung sichtbar wäre.

Es knüpft sich hieran gleich die Frage, wieviel solcher einzelnen Reize eigentlich nöthig sind, um den Muskel zu einer stetigen Zusammenziehung zu bringen. Mit Hülfe des eben beschriebenen Wagner'schen Hammers (Fig. 12) oder des Blitzrades (Fig. 11) sind wir im Stande die Zahl der Reize abzustufen. Es zeigt sich dabei, dass 16—18 einzelner Reize in der Secunde hinreichend sind, um eine stetige Zusammenziehung des Muskels hervorzubringen. Auch im lebenden Körper bei der willkürlichen Zusammenziehung der Muskeln scheint die tetanische Zusammenziehung durch ebenso viel Reizungen hervorgebracht zu werden. Man hat nämlich gefunden, dass der Muskelton, welchen man bei willkürlicher Contraction der Muskeln hört, etwa die Höhe des Tons c^1 oder d^1 hat, was einer Schwingungszahl von 32—36 in der Secunde entsprechen würde. Aber Helmholtz hat es wahrscheinlich zu machen gewusst, dass dies nicht die wahre Schwingungszahl des Muskels sei, sondern dass dieser nur halb soviel Schwingungen macht. Weil aber so tiefe Töne für unser Ohr unhörbar bleiben, so hören wir statt dessen nur den nächsten Oberton, der doppelt so vielen Schwingungen entspricht.*

6. Wir haben bisher nur die Verkürzung des Mus-

* Nach Preyer können manche Menschen Töne von 15—25 Schwingungen in der Secunde noch hören, und der Muskelton klingt nach ihm dem Ton von 18—20 Schwingungen sehr ähnlich, was zu den Angaben von Helmholtz sehr gut stimmt.

kels allein betrachtet. Diese ist ja auch für die Arbeitsleistung, die im Heben der Gewichte besteht, allein maassgebend. Betrachten wir aber einen zusammengezogenen Muskel, so sehen wir, dass derselbe nicht nur kürzer, sondern auch dicker geworden ist. Es fragt sich nun, ob der Muskel dabei seinen Rauminhalt gänzlich unverändert erhalten hat, oder ob seine Masse dabei verdichtet worden ist. Es ist nicht leicht, darüber genauen Aufschluss zu erhalten, denn die Volumenveränderung des Muskels kann jedenfalls nur eine sehr geringe sein. Uebereinstimmende Versuche von P. Erman, E. Weber u. a. haben ergeben, dass allerdings eine sehr geringe Verkleinerung des Muskels stattfindet. Bedenken wir aber, dass der Muskel aus feuchter Substanz besteht, und dass ungefähr drei Viertel seines ganzen Gewichts Wasser sind, so müsste selbst diese geringe Volumsabnahme schon die Folge eines sehr beträchtlichen Druckes sein, da die Flüssigkeiten nur ausserordentlich schwer compressibel sind, wenn nicht vielleicht ein Theil des Wassers durch die Poren des Sarcolemmaschlauchs nach aussen gepresst wird.

Wichtiger noch als diese Gestaltveränderung des ganzen Muskels ist die Formveränderung, welche jede Muskelfaser für sich erleidet. Wir können diese an platten dünnen Muskeln mit dem Mikroskop beobachten und finden dabei, dass auch jede Muskelfaser kürzer und zugleich dicker wird. Hat man, um dies zu beobachten, einen Muskel auf einer Glasplatte unter das Mikroskop gebracht, so sieht man, wenn die Reizung aufhört, dass der Muskel scheinbar in der verkürzten Gestalt verbleibt. Die einzelnen Muskelfasern nehmen aber, sobald die Reizung aufhört, ihre ursprüngliche Länge wieder an und sie legen sich deshalb zickzackförmig, solange sie nicht durch eine äussere Gewalt gestreckt werden. Ich führe diese Erscheinung hier nur an, weil sie ein historisches Interesse hat. Die ersten Forscher nämlich, welche diesen Gegenstand untersuchten, Prevost und Dumas,

glaubten, dass die Verkürzung des Muskels durch diese Zickzackkrümmung der Muskelfasern zu Stande komme. Sie waren mit ihren damals noch unvollkommenen Apparaten nicht im Stande, eine dauernde Reizung des Muskels zu bewirken, und sie verwechselten daher den Zustand der Erschlaffung mit dem der Zusammenziehung.

VIERTES KAPITEL.

1. Elasticitätsänderung bei der Zusammenziehung; 2. Zeitlicher Verlauf der Zuckung, Myographion; 3. Elektrische Zeitbestimmung; 4. Anwendung derselben auf die Muskelzuckung; 5. Belastung und Ueberlastung—Muskelkraft; 6. Bestimmung der Muskelkraft beim Menschen; 7. Aenderung der Muskelkraft während der Verkürzung.

1. Wir kommen nun zu einer der merkwürdigsten Thatsachen in dem Gebiete der allgemeinen Muskelphysiologie, nämlich zu der Veränderung der Elasticität des Muskels während der Zusammenziehung. Schon E. Weber, welcher die Erscheinungen der Muskelzusammenziehung zuerst eingehender untersuchte, hat nachgewiesen, dass der thätige Muskel durch dasselbe Gewicht stärker gedehnt wird als der unthätige. Es ist um so auffälliger, als der Muskel ja während der Thätigkeit kürzer und dicker wird, also infolge dessen weniger gedehnt werden sollte; denn wir haben ja oben gesehen, dass die Dehnung durch ein bestimmtes Gewicht um so grösser ausfällt, je länger der gedehnte Körper, und um so kleiner, je dicker derselbe ist. Wenn dennoch ein thätiger Muskel durch ein und dasselbe Gewicht mehr gedehnt wird als ein unthätiger, so kann dies nur in einer Veränderung seiner Elasticität begründet sein. Auf welche Weise diese zu Stande kommt, ist sehr schwer zu sagen. Wir können aber die Erscheinungen der Zuzammenziehung auf die

Weise erklären, dass wir sagen, der Muskel habe zwei natürliche Formen; die eine, welche ihm im ruhenden Zustande zukommt, die andere, welche ihm während der Thätigkeit angehört. Wenn der ruhende Muskel durch Reizung in den thätigen Zustand übergeführt wird, so befindet er sich in einer Form, die nicht mehr seine natürliche ist, er strebt dieser letztern zu und verkürzt sich, bis er seine neue, ihm jetzt natürliche Form

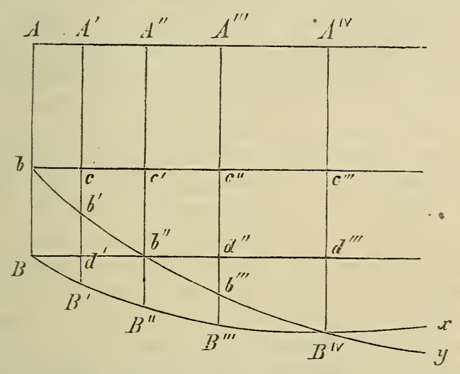


Fig. 16. Elasticitätsänderung bei der Zusammenziehung.

angenommen hat. Ist der Muskel durch ein Gewicht gedehnt, und wird er dann gereizt, so zieht er sich gleichfalls zusammen, aber nur bis zu der Länge, welche der Dehnung, die seiner neuen Form zukommt, durch das an ihm hängende Gewicht entspricht. Stellen wir uns vor, AB (Fig. 16) wäre die Länge des ruhenden unbelasteten Muskels, Ab die Länge des thätigen und unbelasteten Muskels, so wird der Muskel, wenn er im unbelasteten Zustande gereizt wird, sich um die Grösse $AB - Ab = bB$ verkürzen; bB ist also die Hubhöhe des unbelasteten Muskels. Ist der Muskel mit einem Gewicht p belastet, so wird er im unthätigen Zustande um eine bestimmte Grösse $B'd'$ gedehnt, sodass seine

Länge jetzt $AB + B'd' = A'B'$ ist. Reizen wir ihn jetzt, so zieht er sich zusammen und nimmt eine Länge an, welche gleich $Ab + cb' = A'b'$ sein muss, worin Ab die natürliche Länge des thätigen Muskels ohne Belastung und cb' die Dehnung ist, welche der thätige Muskel durch dasselbe Gewicht p erfährt. $A'B' - A'b' = b'B'$ ist also die Hubhöhe des Muskels bei der Belastung p. Nun wissen wir aus frühern Versuchen, dass die Hubhöhe mit steigender Belastung abnimmt. Die Hubhöhe bB bei der Belastung 0 ist also grösser als die Hubhöhe $b'B'$ bei der Belastung p. Daraus folgt aber, dass die Dehnung cb' grösser sein muss als die Dehnung $d'B'$, oder mit andern Worten: dasselbe Gewicht p dehnt den thätigen Muskel stärker als den unthätigen. Entwerfen wir nach diesem Princip die Dehnungscurven für den thätigen wie für den unthätigen Muskel, so bekommen wir für den erstern die Curve $bb'y$, für den zweiten die Curve $BB'x$, welche sich allmählich immer mehr und mehr nähern und endlich im Punkte B^{IV} schneiden. Dieser Punkt B^{IV}, welcher der Belastung P entspricht, zeigt uns, dass bei dieser Belastung die Länge des thätigen und des unthätigen Muskels gleich sind. Wenn wir daher bei der Belastung P den Muskel reizen, so bekommen wir gar keine Hubhöhe. Der Muskel ist nicht im Stande dieses Gewicht zu heben, eine Thatsache, welche wir in unsern frühern Versuchen schon wahrgenommen haben.*

Aber noch ein anderer Punkt von grossem Interesse ergibt sich aus der Betrachtung dieser Elasticitätsveränderung. Bei einer gewissen Belastung k ist die Dehnung des thätigen Muskels gleich $c'b''$, d. h. der thätige Muskel nimmt bei dieser Belastung genau die Länge ein, welche der unthätige Muskel bei gar keiner Belastung hat. Können wir den Versuch so einrichten, dass ein unthätiger Muskel durch das Gewicht

---

* S. Anmerkungen und Zusätze Nr. 1.

k nicht gedehnt wird, indem wir dasselbe an den Muskel befestigen, aber es zugleich unterstützen, sodass es den Muskel nicht dehnt, und reizen wir dann den Muskel, so kann derselbe dieses Gewicht offenbar nicht von seiner Unterlage abheben. Indem wir nun das Gewicht suchen, welches gerade ausreicht, diese Wirkung hervorzubringen, finden wir offenbar einen Ausdruck für die Grösse der Energie, mit welcher der Muskel aus seinem natürlichen Zustande in die Verkürzung überzugehen strebt. Diese Energie nennen wir die Kraft eines Muskels. Ein Verfahren, dieselbe genau zu bestimmen, werden wir später kennen lernen.

2. Soweit man dies untersuchen kann, verhalten sich die Muskeln bei der einzelnen Zuckung ganz ebenso wie bei dem Tetanus. Was über Hubhöhe und die davon abhängige Arbeitsleistung sowie über die Veränderung der Elasticität gesagt wurde, gilt ebenso für die einzelne Zuckung wie für den Tetanus. Nur die Gestaltveränderung lässt sich schwer beobachten bei der ausserordentlich kurzen Zeit, welche eine solche Zuckung dauert. Doch ist es gelungen, auch hierüber sehr genaue Ermittelungen zu machen, besonders seitdem Helmholtz im Jahre 1852 zuerst den Gegenstand in Angriff nahm.

Die experimentelle Forschung besitzt verschiedene Methoden, um sehr kleine Zeiträume mit Genauigkeit zu messen und Vorgänge, welche innerhalb kürzester Zeit verlaufen, dennoch innerhalb dieser zu studiren. Man hat nicht nur die Geschwindigkeit einer Kanonenkugel in den einzelnen Theilen ihrer Bahn von dem Augenblick, wo sie den Lauf verlässt, bis zur Ankunft an ihrem Ziele gemessen, sondern sogar die noch kürzere Zeit, welche zur Explosion des Schiesspulvers erforderlich ist. Nur die Dauer eines elektrischen Funkens ist bisjetzt unmessbar gewesen. Man kann sie deshalb als wirklich momentan ansehen, oder wenigstens als kleiner als jede messbare Grösse. Manche Forscher

schätzen ihre Zeitdauer auf weniger als $^1/_{24000}$ Secunde.

Die Mittel zur Messung sehr kleiner Zeiten, deren man sich vorzugsweise bedient, sind die Aufzeichnung des zu messenden Vorganges auf einer schnell bewegten Fläche, oder die Benutzung eines elektrischen Stromes, dessen Wirkung auf einen Magneten von der Zeit seiner Dauer abhängt. Jede dieser Methoden ist auch für den Muskel angewendet worden.

Denken wir uns eine ebene Fläche, z. B. eine Glasplatte mit grosser Geschwindigkeit in ihrer eigenen Ebene verschoben, so wird ein senkrecht auf die Glasplatte gerichteter spitzer Draht eine gerade Linie auf der Platte vorzeichnen. Ist die Platte berusst, so können wir diese Linie sichtbar machen. Denken wir uns den Draht mit einer Feder verbunden, die wie eine Stimmgabel auf- und niederschwingt, so wird bei der Bewegung der Platte der Stift keine gerade sondern eine Wellenlinie aufzeichnen. Da man die Zahl der Schwingungen aus dem Tone, welchen die schwingende Feder hören lässt, erkennt, so weiss man, dass die Entfernung je zweier Wellenberge der gezeichneten Wellenlinien einem bestimmten Zeitabschnitt entspricht. Angenommen unsere Feder mache 250 Schwingungen in der Secunde, so hat sich offenbar die Platte um den Betrag des Abstandes je zweier Wellenberge in $^1/_{250}$ Secunde fortbewegt. Können wir nun auf derselben Platte eine Muskelzuckung aufzeichnen lassen, so können wir aus dem Abstand der einzelnen Theile dieser Zeichnung, verglichen mit den Wellen, welche die schwingende Feder gezeichnet hat, die Zeitdauer genau bestimmen. Auf diesem Princip beruht das Myographion von Helmholtz. In seiner urprünglichen Form bestand es aus einem Cylinder von Glas, welcher schnell um seine Achse rotirte. Der Apparat ist seitdem vielfach abgeändert worden. Unsere Fig. 17 stellt es in der Form dar, welche ihm du Bois-Reymond hat geben lassen. Das in dem Kasten *c* eingeschlossene Uhr-

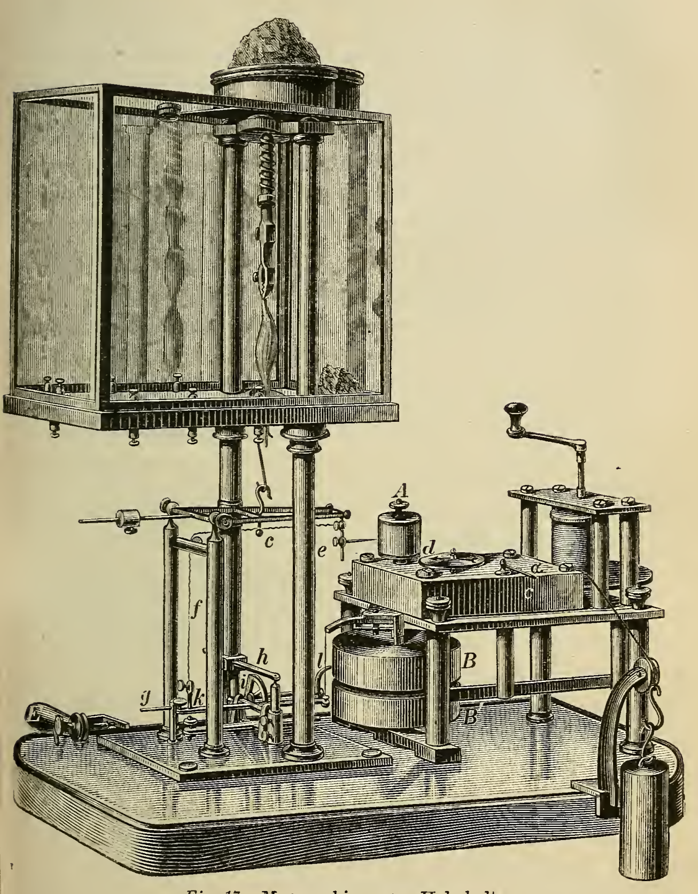


Fig. 17. Myographion von Helmholtz.
($^1/_4$ nat. Grösse.)

werk setzt den Cylinder *A* in rotirende Bewegung. Auf der Achse des Cylinders ist eine schwere Scheibe *B*

befestigt, die an ihrer untern Fläche vertical stehende Flügel von Messing trägt, welche in Oel tauchen. Das Oel ist in dem cylindrischen Gefäss *B'* enthalten. Durch Heben und Senken dieses Gefässes kann man die Drehungswiderstände abstufen. Durch diese und durch die grosse Trägheit der schweren Platte *B* wird bewirkt, dass die Drehgeschwindigkeit des Cylinders *A* nur sehr langsam erwächst. Ist eine passende Geschwindigkeit erreicht, so wird der Muskel gereizt, hebt bei seiner Verkürzung den Hebel *c*, und die an diesem befestigte Spitze *e* zeichnet auf dem Cylinder eine Curve.

Um den Versuch auszuführen, befestigt man den Muskel an einer Klemme innerhalb des Glaskastens, um ihn vor Vertrocknung zu schützen, verbindet ihn mit dem Hebel *c*, überzieht den Cylinder *A* mit einer Russschicht, befestigt ihn fest auf seiner Achse und legt mit Hülfe des Fadens *f* die Zeichenspitze gegen den Cylinder. Indem man diesen langsam mit der Hand umdreht, zeichnet die Spitze auf dem Cylinder eine wagerechte Linie, welche die natürliche Länge des ruhenden Muskels angibt. Die Scheibe *B* trägt an ihrem Umfang einen Vorsprung (eine sogenannte „Nase"). Bei einer bestimmten Stellung der Scheibe und des mit ihr fest verbundenen Cylinders berührt diese Nase den bajonnetförmig gekrümmten Winkelhebel *l*. Wird dieser beiseitegedreht, so hebt er mittels des Bogenstücks *i* den Hebel *h* und bewirkt dadurch, dass zwischen diesem Hebel und der davorstehenden kleinen Säule ein Stromcontact unterbrochen wird. Der Strom einer elektrischen Kette ist durch diesen Contact und zugleich durch die primäre Rolle eines Inductoriums geleitet. Die secundäre Rolle ist mit dem Muskel verbunden. Dreht man also den Hebel *l* beiseite, so wird der Muskel gereizt. Er zuckt und hebt den Zeichenstift, welcher auf dem Cylinder *A* einen verticalen Strich zeichnet, dessen Höhe der Hubhöhe des Muskels entspricht. Durch einen Fingerdruck auf *g* kann man das bajonnetförmige Ende *l*

etwas heben und zugleich die Zeichenspitze *e* von der Oberfläche des Cylinders etwas entfernen. Man lässt nun das Uhrwerk gehen, der Cylinder dreht sich erst langsam, allmählich immer schneller, aber der Muskel bleibt in Ruhe und die Spitze kann nicht zeichnen. Sobald der Cylinder die gewünschte Geschwindigkeit erlangt hat, nimmt man den Finger fort. *l* senkt sich, wird bald darauf von der „Nase" gefasst und beiseitegeschoben, der Muskel wird gereizt und zuckt, und diese Zuckung wird auf den Cylinder während seiner Rotation aufgezeichnet.

Da der Apparat die Reizung des Muskels selbst bewirkt hat, so ist diese bei einer bestimmten Stellung des rotirenden Cylinders erfolgt, nämlich bei der, in welcher die „Nase" das Hebelende *l* eben berührt hat. Diese Stellung ist offenbar dieselbe, in welcher wir zuerst bei stillstehendem Cylinder den Muskel einmal zucken liessen. Die damals gezeichnete verticale Linie gibt also genau die Stellung des Cylinders an, bei welcher die Reizung erfolgt. Wo diese verticale Linie von der zuerst gezeichneten horizontalen abgeht, das war der Punkt, an welchem der Zeichenstift sich befand, als die Reizung des Muskels erfolgte. Von diesem Punkte aus müssen wir die Abstände messen, aus denen die Zeiten zu berechnen sind.

Um diese Berechnung auszuführen, ist es nöthig, die Umdrehungsgeschwindigkeit des Cylinders genau zu kennen, da eine gleichzeitige Aufzeichnung von Stimmgabelschwingungen bei diesem Apparate nicht erfolgt. Wie wir schon gesehen haben, ist die Umdrehung des Cylinders keine gleichförmige, sondern eine beschleunigte; aber die Beschleunigung ist wegen der Schwere der Scheibe *B* und der Hemmung im Oel eine sehr geringe, und bei einer bestimmten Geschwindigkeit ist der Widerstand im Oel ein so grosser, dass keine Beschleunigung mehr stattfindet, sondern die Geschwindigkeit constant wird. Mittels des Zählwerks *d* kann man diese Geschwindigkeit vorher bestimmen, und es ge-

lingt leicht, durch passende Einstellung des Oelbehälters den Apparat so einzurichten, dass der Cylinder in einer Secunde gerade eine Umdrehung macht.

Ist dies erreicht, so brauchen wir nur den Umfang des Cylinders zu kennen, um das, was auf dem Cylinder gezeichnet ist, in Zeitwerthe umzurechnen. Um die Messung der einzelnen Curventheile bequem ausführen zu können, nehmen wir den Cylinder vorsichtig von seiner Achse ab, spannen ihn in eine passende Gabel (dieselbe ist in unserer Fig. 17 links unten angedeutet und mit *E* bezeichnet) und rollen ihn über ein Stück angefeuchtetes Gelatinepapier. Die ganze Russschicht haftet an der kleberigen Gelatine, man befestigt dieselbe mit der berussten Seite auf einem weissen Grunde und sieht nun die gezeichnete Curve weiss auf schwarzem Grunde und kann sie bequem ausmessen.

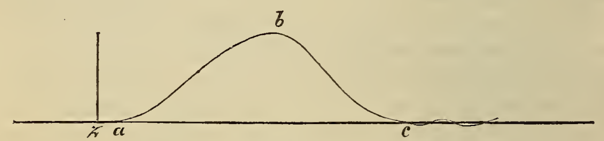


Fig. 18. Zuckungscurve eines Muskels.

Unsere Fig. 18 ist die getreue Copie einer so von dem Wadenmuskel eines Frosches gezeichneten Curve. Der Punkt, bei welchem die Reizung stattfand, ist mit *z* bezeichnet. Was uns sofort auffällt, ist, dass die Erhebung des Zeichenstiftes nicht im Punkte *z*, sondern erst in einer gewissen Entfernung davon, bei *a* beginnt. Hieraus müssen wir schliessen, dass der Beginn der Muskelverkürzung nicht im Moment der Reizung stattfand; denn der Myographioncylinder hatte offenbar Zeit sich um die Grösse *z*,*a* zu drehen, ehe durch die Verkürzung des Muskels der Zeichenstift gehoben wurde. Es vergeht also eine gewisse Zeit, ehe die durch die Reizung bewirkte Veränderung in dem Muskel zu einer Verkürzung führt. Die Länge dieser

Zeit, welche durch die Länge der zwischen *z* und *a* enthaltenen Strecke genau bestimmt werden kann, beträgt ziemlich genau $^1/_{100}$ Secunde. Man nennt diese Zeit das Stadium der latenten Reizung; denn die Reizung ist während dieser Zeit in dem Muskel noch nicht zur Wirksamkeit gekommen. Von dem Punkte *a* an sehen wir den Muskel sich verkürzen, was durch die Erhebung des Zeichenstiftes vom Punkte *a* bis zum Punkte *b*, dem Gipfel der gezeichneten Curve, angezeigt wird; von da ab verlängert sich der Muskel wieder, bis er im Punkte *c* seine ursprüngliche Länge wieder erreichte. Die Zeit, welche vom Beginn der Verkürzung bis zum Maximum derselben verstreicht, heisst das Stadium der steigenden Energie; die Zeit von dem Maximum bis zur Wiederausdehnung des Muskels das der sinkenden Energie. Die ganze Dauer der Muskelzuckung von dem Beginn der Verkürzung bei *a* bis zur vollständigen Wiederausdehnung bei *c* beträgt etwa $^1/_{10}$ bis $^1/_6$ Secunde.

3. Auf ähnliche Weise kann man auch mit Hülfe der elektrischen Ströme die einzelnen Zeiten, aus denen sich die Muskelzuckung zusammensetzt, messen. Um dieses Verfahren kennen zu lernen, denken wir uns, ein schweres Pendel würde von einem plötzlichen Stoss getroffen. Das Pendel wird dann aus seiner verticalen Ruhelage abgelenkt und der Winkel, um den es abgelenkt wird, hängt ab von der Stärke des Stosses, welcher auf das Pendel wirkte. Solche schwere Pendel, ballistische Pendel genannt, werden zur Messung der Geschwindigkeit von Geschossen benutzt. Auch eine Magnetnadel, welche an einem Faden aufgehängt, in der Richtung von Norden nach Süden sich einstellt, können wir als ein Pendel betrachten, bei welchem statt der Schwerkraft die magnetische Richtkraft der Erde die Einstellung in eine bestimmte Lage verursacht. Wird ein solches Pendel von einem plötzlichen Stoss getroffen, so können wir gleichfalls aus dem Grade

der Ablenkung die Stärke des Stosses berechnen. Leitet man an einer solchen Magnetnadel einen dauernden elektrischen Strom parallel mit der Nadel vorüber, so wird dieselbe abgelenkt und stellt sich in einem Winkel zum Strom ein, dessen Grösse von der Stärke des Stromes abhängt. Die Magnetnadel nimmt eine neue Stellung ein, bei welcher die ablenkende Kraft des Stromes und die Richtkraft des Erdmagnetismus einander im Gleichgewicht halten. Wenn aber der Strom nicht dauernd einwirkt, sondern nur für kurze Zeit, so bekommt die Magnetnadel nur einen kurzdauernden Stoss, sie macht nur eine Schwingung und kehrt dann in ihre Ruhelage zurück. Aber die Grösse des Ausschlags muss in diesem Falle der Stärke des Stromes und der kurzen Zeit seiner Dauer proportional sein. Wenn also die Stärke des Stromes bekannt ist und constant bleibt, so kann man aus der Grösse des Ausschlags die Zeit, welche derselbe gedauert hat, bestimmen. In der Regel werden diese Ausschläge nur sehr klein sein. Um sie dennoch mit Sicherheit zu messen, bedient man sich eines Verfahrens, welches zuerst von dem berühmten Mathematiker Gauss angewandt worden ist. Man verbindet mit dem Magneten m einen kleinen Spiegel o und beobachtet mittels eines Fernrohrs das Bild einer Scala ss in diesem Spiegel. Wenn die Scala bei der Ruhelage des Magneten dem Spiegel parallel aufgestellt ist und das Fernrohr senkrecht auf die Richtung des Spiegels und der Scala gerichtet wird, so sieht man offenbar in dem Spiegel genau den Punkt a der Scala, welcher über

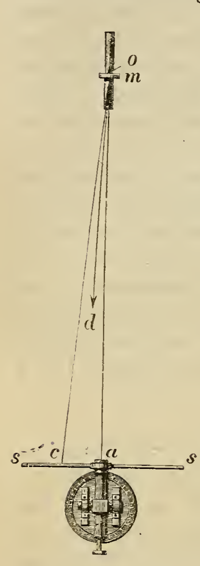


Fig. 19. Messung kleiner Winkeldrehungen mit Spiegel und Fernrohr.

der Mitte des Fernrohrs liegt, gespiegelt. Dreht sich nun der Magnet und mit ihm der Spiegel, so wird jetzt ein anderer Punkt *c* der feststehenden Scala sein Spiegelbild in das Fernrohr werfen, und ein Beobachter, welcher durch das Fernrohr nach dem Spiegel blickt, wird scheinbar die Scala in derselben Richtung sich verschieben sehen, wie der Spiegel mit dem Magneten sich gedreht hat. Aus dem Grade dieser Verschiebung kann man den Winkel, um welchen der Magnet sich gedreht hat, direct ablesen.

4. Es kommt jetzt darauf an, diese Methode, durch welche die Dauer elektrischer Ströme mit der grössten Schärfe gemessen werden kann, auf unsere Aufgabe anzuwenden, die Dauer der Muskelzuckung zu studiren. Zu diesem Zwecke ist es nöthig, eine Einrichtung zu treffen, wodurch in dem Augenblick, wo der Muskel gereizt wird, ein elektrischer Strom geschlossen wird, und diesen Strom zu unterbrechen, wenn der Muskel seine Zuckung beginnt.

Auch diese Untersuchung ist zuerst von Helmholtz ausgeführt worden. Der dazu angewandte Apparat in der abgeänderten Form, welche ihm du Bois-Reymond gegeben hat, ist in Fig. 20 dargestellt. Auf einer festen Tischplatte erhebt sich eine Säule, an welcher eine starke Klemme zum Einspannen des einen Muskelendes verschiebbar angebracht ist. Das untere Muskelende ist durch ein Zwischenstück *ih* an einem Hebel befestigt, welcher um die horizontale Achse *aa'* drehbar ist. Nach unten verlängert sich der Hebel in eine kurze Stange, welche durch ein Loch in der Tischplatte geht und unten eine Wagschale zur Belastung des Muskels trägt. Der Hebel trägt an seinem vordern Ende zwei Schrauben *p* und *q*, von denen die erstere unten in eine Platinspitze endigt und mit dieser auf einer Platinplatte aufruht, während letztere in eine amalgamirte Kupferspitze ausläuft und mit dieser in ein Quecksilbernäpfchen eintaucht. Platinplatte und

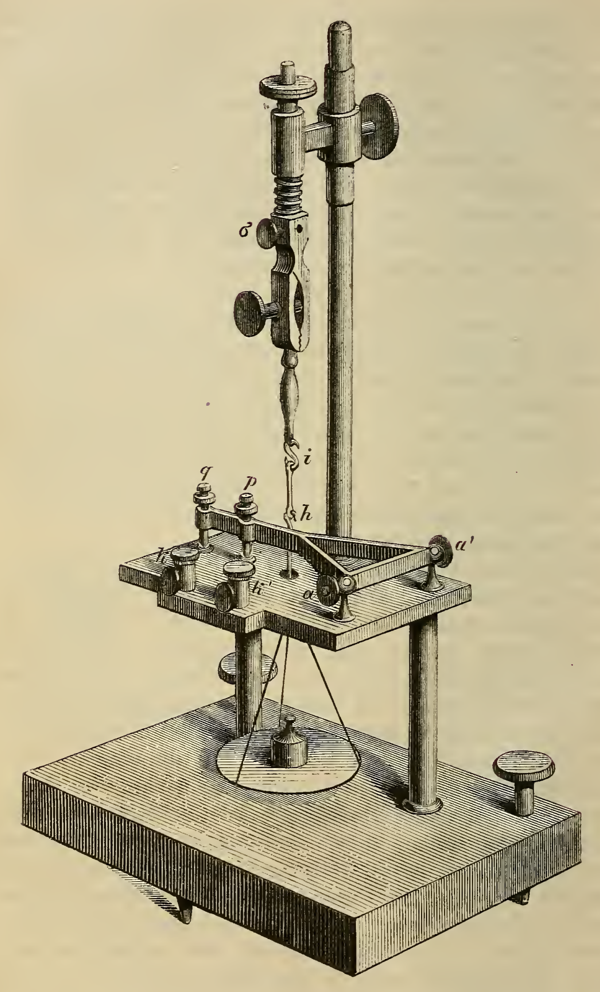


Fig. 20. Apparat zur Zeitmessung bei der Muskelzusammenziehung.

Quecksilbernäpfchen sind von der Tischplatte und voneinander isolirt, und letzteres mit der Klemme k, erstere mit der Klemme k' in leitende Verbindung gebracht.

Schaltet man zwischen k und k' den Strom ein, welcher auf den schwingenden Magneten einwirken soll, so geht der Strom so lange durch das Quecksilbernäpfchen, das zwischen p und q enthaltene Hebelstück, die Platinplatte u. s. w., als der Muskel sich nicht zusammenzieht. Sobald aber der Muskel sich verkürzt, unterbricht er den Strom zwischen p und der Platin-

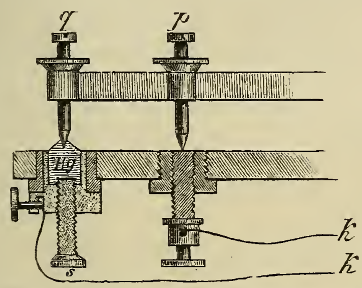


Fig. 21. Ende des Hebels des zeitmessenden Apparats mit dem Quecksilbernäpfchen.

platte. Trifft man nun eine solche Anordnung, dass der Strom in dem Augenblick geschlossen wird, wo irgendein Reiz den Muskel trifft, so wird dieser Strom solange circuliren, bis der Muskel durch seine Verkürzung den Strom wieder unterbricht. Diese Zeit kann man nach der im vorigen Paragraphen angegebenen Methode messen, und diese Zeit entspricht also genau der, welche verfliesst von dem Augenblick, wo der Reiz den Muskel trifft, bis zu demjenigen, wo die Verkürzung beginnt.

Noch ein Umstand ist jedoch zu berücksichtigen, um wirkliche Messungen möglich zu machen. Wenn der Muskel gereizt wird, so verkürzt er sich. Aber diese Verkürzung dauert nur wenige Bruchtheile einer Se-

cunde; dann nimmt der Muskel seine frühere Länge wieder an. Bei dem eben geschilderten Versuche würde also der durch die Muskelverkürzung unterbrochene Strom bald wieder geschlossen werden, und der Magnet würde eine neue Ablenkung erfahren, noch ehe die erste Schwingung vollendet wäre. Um dies zu vermeiden, hat Helmholtz einen Kunstgriff angewandt, dessen Sinn aus Fig. 21 ersichtlich wird. Diese Figur stellt, wie man sieht, das Ende des Hebels aus dem vorherbeschriebenen Apparat mit den beiden Schrauben p und q, der Platinplatte und dem Quecksilbernäpfchen dar; k sind die Drähte zur Verbindung der letztern mit den Klemmen. Das Quecksilber im Näpfchen Hg kann mittels der Schraube s gehoben und gesenkt werden. Hebt man nun das Niveau des Quecksilbers, sodass die Spitze q in das Quecksilber eintaucht, und senkt es dann wieder, so bleibt dasselbe vermöge der Adhäsion an der amalgamirten Spitze hängen, und zieht sich daher zu einem dünnen Faden aus, durch welchen die Leitung des Stromes vermittelt wird. Verkürzt sich nun aber der Muskel, so wird der Quecksilberfaden zerrissen, das Quecksilber nimmt wieder seine gewöhnliche convexe Oberfläche an, und wenn bei der Verlängerung des Muskels der Hebel wieder sinkt, so berührt zwar die Spitze p wieder die Platinplatte, die Spitze q aber bleibt durch eine Luftschicht vom Quecksilber getrennt und der Strom bleibt dauernd unterbrochen.

Es bleibt uns jetzt noch zu erörtern, auf welche Weise die Reizung des Muskels und die Schliessung des zeitmessenden Stromes genau in dem Moment der Reizung bewerkstelligt wird. Es wird dies aus der Betrachtung der Fig. 22 klar werden, in welcher die Anordnung des ganzen Versuchs schematisch dargestellt ist. Man sieht hier den Muskel und den in Fig. 20 dargestellten Apparat nochmals angedeutet. Der Muskel ist mit der secundären Rolle des Inductoriums J' verbunden. In der primären Rolle J kreist ein Strom,

welcher von der Kette K geliefert wird. Dieser Strom geht durch die Platinplatte a und die Platinspitze a'. a' ist auf einem Hebel von hartem Holz $a'b'$ befestigt, und wird durch eine Feder gegen die Platinplatte a angedrückt. Am andern Ende dieses Hebels

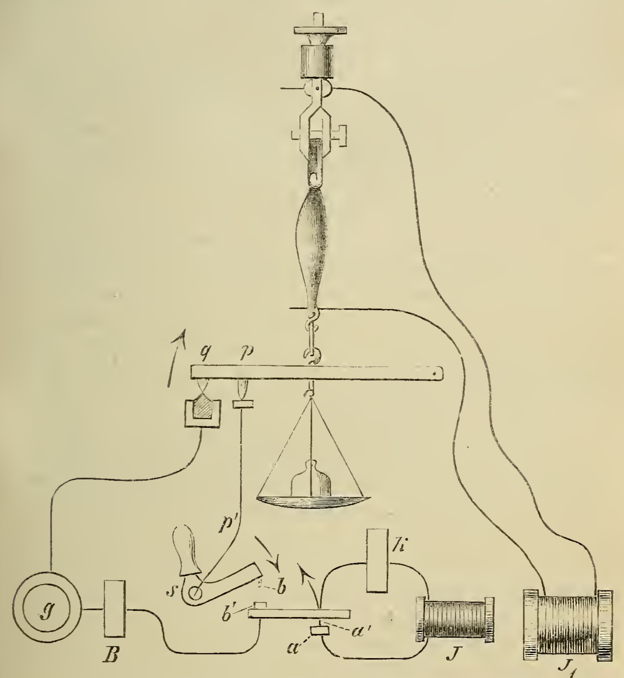


Fig. 22. Anordnung des Versuchs zur elektrischen Zeitmessung.

befindet sich die Platinplatte b', welche mit der Batterie B verbunden ist. Der andere Pol der Batterie steht mit dem Galvanometer g und dieses mit dem Quecksilbernäpfchen des in Fig. 20 dargestellten Apparates in Verbindung. Ueber der Platinplatte b', aber

ohne sie zu berühren, steht die Platinspitze *b* und diese ist durch die leitende Substanz des Schlüssels *s* und den Draht *k'* mit der Platinplatte desselben Apparats verbunden. Drückt man nun den Schlüssel *s* vermöge des Handgriffs nieder, so kommt die Platinspitze *b* mit der Platinplatte *b'* in Berührung und der zeitmessende Strom wird geschlossen. Zugleich aber wird das Ende *a'* des Hebels *a'b'* gehoben, und der Strom der Kette *K* unterbrochen. Diese Unterbrechung erzeugt in der Rolle *J'* einen Inductionsstrom, welcher den Muskel reizt. Hierdurch ist also bewirkt, dass die Reizung genau in dem Moment erfolgt, in welchem der zeitmessende Strom geschlossen wird.

Sobald der Muskel sich zusammenzieht, unterbricht er den zeitmessenden Strom. Dieser dauert also genau vom Moment der Reizung bis zum Beginn der Zuckung. Wir messen also hiermit dasjenige, was wir früher das Stadium der latenten Reizung genannt haben. Wenn wir aber auf die Wagschale unsers Apparates (Fig. 20) Gewichte legen, so erhalten wir andere Ausschläge der Magnetnadel und zwar um so grössere, je schwerer die aufgesetzten Gewichte sind. Da der mit dem Muskel verbundene Hebel auf der unter ihm befindlichen Platte aufruht und durch dieselbe gestützt wird, so können die auf die Wagschale aufgesetzten Gewichte den Muskel nicht dehnen; sie vermehren nur den Druck, mit welchem die Platinspitze *p* gegen die unter ihr befindliche Platinplatte angedrückt wird. Soll der Muskel nach der Reizung sich zusammenziehen, so muss sein Contractionsbestreben grösser sein als dieser Druck oder als der Zug, welcher durch das Gewicht von unten her auf den Hebel wirkt. Indem der Muskel den Hebel nach oben zu ziehen versucht, das Gewicht dagegen ihn nach unten zieht, erlangt diejenige Kraft die Oberhand, welche grösser ist. Aus dem oben Gesagten geht also hervor, dass der Muskel die Kraft, mit welcher er sich zu verkürzen strebt, nicht plötzlich erlangt, sondern ganz allmählich. In

dem Augenblicke, wo diese Contractionskraft um ein Geringes grösser ist als die Schwere des aufgesetzten Gewichts, vermag er den Hebel zu heben und damit den zeitmessenden Strom zu unterbrechen. Indem wir in einer Reihe aufeinanderfolgender Versuche immer schwerere Gewichte auf die Wagschale unsers Apparats setzen, und die dabei erfolgenden Ausschläge der Magnetnadel messen, bestimmen wir die Zeiten, in welchen der Muskel die den Gewichten entsprechenden Werthe seines Contractionsbestrebens erlangt. Wir wollen diese Werthe die Energien des Muskels nennen. Solange der Muskel sich gar nicht zusammenzieht, also während der ganzen Dauer der latenten Reizung, bleibt seine Energie = 0. Aus den Zeiten, welche wir bei steigenden Gewichten erhalten, ergibt sich, dass die Energie zuerst schnell, dann langsamer ansteigt, sodass sie etwa nach $^1/_{10}$ Secunde ihr Maximum erreicht hat. Ist dieses Maximum erreicht, so kann der Muskel sich nicht weiter zusammenziehen. Die Energie nimmt wieder ab und verschwindet zuletzt, sodass der Muskel wieder in seinen natürlichen Zustand zurückkehrt.

5. In den eben beschriebenen Versuchen haben wir Gewichte mit dem Muskel in Verbindung gebracht, welche derselbe zu heben gezwungen war, sobald er sich verkürzen wollte. Aber diese Gewichte wirkten nicht auf ihn, solange er in Ruhe verharrte. Er war daher nicht in dem Sinne belastet, wie wir dies früher beschrieben haben; denn die angehängten Gewichte vermochten den Muskel nicht zu dehnen. Nur das verhältnissmässig geringe Gewicht des Hebels wirkte dehnend auf den Muskel und ist als Belastung im gewöhnlichen Sinne des Wortes anzusehen. Um nun die andern Gewichte, welche erst in Betracht kommen, wenn der Muskel sich zu verkürzen strebt, von der Belastung im gewöhnlichen Sinne zu unterscheiden, wollen wir sie mit dem Ausdruck Ueberlastung bezeichnen. Die Belastung eines Muskels kann gross oder klein sein;

in unserm eben beschriebenen Versuch war sie gleich der Schwere des Hebels. Wir können sie grösser wählen, wenn wir auf die Wagschale ein Gewicht setzen und dann den Muskel mittels der an dem Apparate oben befindlichen Schraube heben, solange bis die Platinspitze *p* die Platinplatte eben noch berührt. Der Muskel ist dann durch die angewandte Belastung gedehnt. Fügen wir zu dem schon auf der Wagschale befindlichen Gewicht noch ein neues hinzu, so wirkt das erste als Belastung, das zweite als Ueberlastung. Wenn der Muskel sich jetzt contrahirt, so muss er beide Gewichte heben. Kehren wir zu unserer ersten Versuchsanordnung zurück, wo die Belastung = 0 oder doch wenigstens sehr gering war. Wenn wir jetzt allmählich immer grössere Ueberlastungen anbringen, so wird offenbar ein Punkt kommen, bei welchem der Muskel das Gewicht nicht mehr zu heben vermag. Wir können diesen Punkt sehr genau bestimmen, wenn wir zwischen die Klemmen *k* und *k'* eine Kette und einen Elektromagneten einschalten. Der elektrische Strom geht dann durch die Platinspitze, das entsprechende Hebelstück, das Quecksilbernäpfchen, die Windungen des Elektromagneten, dieser wird magnetisch und zieht einen Anker an. Sobald aber der Strom durch eine Verkürzung des Muskels unterbrochen wird, lässt der Elektromagnet seinen Anker los, und dieser schlägt gegen eine Glocke und gibt so ein Signal, an welchem wir erkennen, dass der Muskel sich verkürzt hat. Wir sind so im Stande, selbst ausserordentlich geringe Verkürzungen des Muskels noch zu erkennen. Wenn wir nun die Gewichte, die als Ueberlastungen wirken und dem Contractionsbestreben des Muskels entgegenwirken, nach und nach vergrössern, so kommen wir an eine Grenze, wo trotz der Reizung des Muskels der Strom im Elektromagneten nicht mehr unterbrochen wird. Der Muskel ist zwar gereizt worden, und es hat sich in ihm ein Contractionsbestreben entwickelt; dieses war aber nicht gross genug, die Schwere des Gewichts zu

überwinden, und darum blieb der Muskel unverkürzt. Auf diese Weise lernen wir die Grenze kennen, bis zu welcher das Contractionsbestreben des Muskels oder seine Energie, wie wir es genannt haben, anzuwachsen vermag. Diese äusserste Grenze der Energie nennt man die Kraft des Muskels. Es ist das dieselbe Grösse, welche wir schon oben in §. 1 theoretisch aus der Elasticitätsänderung des Muskels bei der Zusammenziehung abgeleitet haben. Ein jeder Muskel hat eine bestimmte Kraft, welche von seinem Ernährungszustande und seiner Form abhängt. Vergleicht man Muskeln desselben Thieres miteinander, so zeigt sich, dass die Kraft ganz unabhängig ist von der Länge der Muskelfasern, dagegen abhängt von der Zahl der Muskelfasern oder dem Querschnitte des Muskels, und zwar wächst sie in geradem Verhältniss mit dem Querschnitt des Muskels, sodass also ein Muskel von doppelter Dicke auch die doppelte Kraft hat. Man pflegt deswegen die Kraft, indem man sie mit dem Querschnitt des Muskels dividirt, auf die Einheit des Querschnitts zurückzuführen und berechnet so die Kraft, die ein Muskel von einem Quadratcentimeter Querschnitt haben würde.* Für Froschmuskeln ist die Kraft für einen Quadratcentimeter Querschnitt gleich 2,8 bis 3 Kilogr. gefunden worden, d. h. ein Muskel von einem Quadratcentimeter Querschnitt kann ein Maximum von Contractionsbestreben erlangen, welches zu verhindern ein Gewicht von 3 Kilogr. erfordert. Diesen auf die Querschnittseinheit reducirten Werth der Kraft bezeichnet man als die absolute Kraft des Muskels.

* Um den Querschnitt zu bestimmen, verfährt man nach Ed. Weber folgendermaassen. Man bestimmt das Gewicht des Muskels mittels der Wage. Multiplicirt man dies mit dem specifischen Gewicht der Muskelsubstanz, so hat man das Volum des Muskels. Man misst dann die Länge des Muskels, dividirt das Volum durch die Länge, dann hat man den Querschnitt.

6. Man hat auch beim Menschen die absolute Muskelkraft zu bestimmen gesucht. Zuerst hat dies Eduard Weber durch ein sinnreiches Verfahren gethan. Er wählte dazu die Wadenmuskeln. Zieht man diese zusammen, während man aufrecht steht, so hebt man die Fersen vom Boden und damit den ganzen Körper. Die Turner nennen das „Wippen". Die Kraft der gesammten Wadenmuskeln beider Beine ist also grösser als das Körpergewicht. Beschwert man nun den Körper mit Gewichten, so wird man zu einer Grenze kommen, wo man nicht mehr wippen kann. Die Summe des Körpergewichts und der zugefügten Gewichte misst dann die Kraft der Wadenmuskeln, doch muss man bei der Berechnung darauf Rücksicht nehmen, dass die Kraft und die Last in diesem Falle nicht an demselben Hebelarm angreifen, und dass die Kraft (der Zug der Wadenmuskeln) schief an dem Hebel wirkt. Die Bestimmung des Querschnitts kann natürlich nicht am lebenden Menschen geschehen, sie muss an den Muskeln einer Leiche erfolgen, welche etwa dieselbe Statur hat, wie die Versuchsperson.

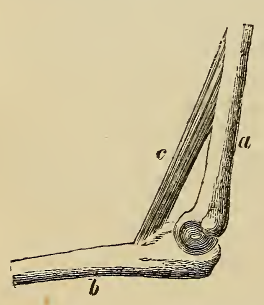


Fig. 23. Schematische Darstellung der Vorderarmbeuger.

In neuerer Zeit hat Henke gleichfalls den Werth der absoluten Kraft menschlicher Muskeln ermittelt. Henke benutzte für seine Bestimmungen die Beuger des Vorderarms. (Vgl. Fig. 23.) Hierin seien *a* der Oberarm, *b* der Vorderarm, ersterer in verticaler, letzterer in horizontaler Stellung, *c* die Muskeln, welche den Vorderam zu heben oder zu beugen vermögen. (In Wirklichkeit sind es zwei Muskeln, der zweiköpfige Muskel, *Musculus biceps*, und der innere Armmuskel, *Musculus brachialis internus.)* Denken wir uns nun die Muskeln angespannt und Gewichte auf die

Hand gesetzt, bis die Muskeln nicht mehr im Stande sind die Hand zu heben, so haben wir ganz ähnlich wie in unsern Versuchen mit den Froschmuskeln, Gleichgewicht zwischen dem Contractionsbestreben der Muskeln und der Schwere der Gewichte. Wir müssen nur noch berücksichtigen, dass die Muskeln an einem kurzen, die Gewichte an einem langen Hebelarme wirken, und ausserdem das Gewicht des Vorderarms selbst in Rechnung ziehen. Mit Berücksichtigung aller dieser Umstände und des Querschnitts der in Wirksamkeit gezogenen Muskel berechnete Henke eine absolute Kraft von 6 — 8 Kilogr. für die menschlichen Muskeln. Aehnliche Versuche stellte er auch am Fusse an und fand dort etwas kleinere Werthe. Weber war bei seinen Bestimmungen an den Wadenmuskeln zu viel kleinern Werthen gelangt. Aber hierbei waren offenbar Rechenfehler vorgefallen, welche die Abweichung erklären.

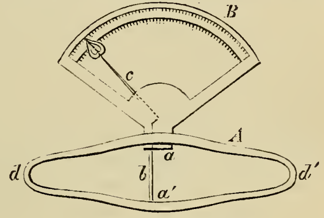


Fig. 24. Dynamometer.

Um die Kraft der Vorderarmmuskeln, welche die Finger beugen, zu bestimmen, kann man sich auch eines Dynamometers bedienen, wie es Fig. 24 darstellt. Man fast den starken, federnden Stahlbügel *A* mit beiden Händen und drückt ihn so stark als möglich zusammen. Die Verbiegung, welche er an den Punkten *d* und *d′* erleidet, wird durch den Winkelhebel *a b a′* auf den Zeiger *c* übertragen, der auf der Theilung *B* die ausgeübte Kraft in Kilogrammen anzeigt. Um aus dieser Kraft die absolute Kraft der dabei in Thätigkeit gewesenen Muskeln zu berechnen, bedürfte es einer ziemlich umständlichen Rechnung. Kennt man aber die Kraft, welche Menschen in der Regel mit ihren Händen auszuüben vermögen, so kann man diesen bequemen Apparat benutzen, um auffällige Abweichungen zu erkennen,

5*

wie sie z. B. bei beginnenden Lähmungen oder andern Erkrankungen der Bewegungsapparate auftreten. Das Dynamometer ist daher ein wichtiges Hülfsmittel bei der Untersuchung der Kranken geworden.

7. Wir haben oben gesehen, dass der Muskel während einer einzelnen Zuckung seine volle Kraft nicht auf einmal, sondern allmählich erlangt, und haben erfahren, wie man mit Hülfe der elektrischen Zeitmessungsmethode die Zeiten bestimmen kann, die zur Erlangung der einzelnen Werthe der Energie nöthig sind. Wenn der Muskel sich frei, ohne oder mit geringer Lastung verkürzt, so gibt er diese Energien in jedem Augenblicke in Form der Beschleunigung aus, welche er seinem untern Ende und dem geringen mit diesem verbundenen Gewichte ertheilt. Wir können nun die Frage aufwerfen: wenn der Muskel einen Theil, z. B. die Hälfte der Verkürzung schon zurückgelegt hat, wie gross ist dann die Kraft, die er noch zu entwickeln vermag. Schwann, welcher die Frage zuerst aufwarf, befestigte einen Muskel an dem einen Ende eines Wagebalkens, brachte am andern Ende Gewichte an, stützte aber dann dieses Ende, sodass der Muskel nicht gedehnt wurde. Er konnte also die Kraft des Muskels ebenso bestimmen, wie wir es oben mit dem Apparat (Fig. 20) beschrieben haben, der ganz auf demselben Princip beruht. L. Hermann hat auch die Schwann'schen Versuche mit diesem, zu dem in Rede stehenden Zweck bequemern Apparat wiederholt. Nachdem man den unbelasteten oder doch nur sehr gering belasteten Muskel im Apparat möglichst genau eingestellt hat, sodass die Platinspitze *p* eben auf der Platte aufruht, bestimmt man in der oben S. 63 — 65 angegebenen Weise die Muskelkraft. Man senkt dann die Klemme, welche den Muskel trägt, um eine bestimmte Grösse, z. B. einen Millimeter. Wenn jetzt der Muskel gereizt wird, kann er um einen Millimeter kürzer werden, ehe er an dem Hebel *h* zieht; will er noch kürzer

werden, so muss er den Hebel und das an ihm hängende Gewicht heben. Man findet so also das Gewicht, welches er noch zu heben vermag, wenn er sich schon um einen Millimeter verkürzt hat. Nun senkt man die Muskelklemme wieder u. s. f. Man erhält so eine Reihe von Gewichtswerthen, welche den Kräften des Muskels in den verschiedenen Graden seiner Verkürzung entsprechen. Der Versuch ergibt, dass die Kraft des Muskels im Anfange der Verkürzung langsam, dann aber sehr schnell abnimmt. Wenn der Muskel sich so weit verkürzt hat, als er dies ganz ohne Belastung zu thun vermag, so kann er natürlich gar kein Gewicht mehr heben, seine ganze Energie ist erschöpft.

Das Interesse, welches sich an diese Versuche knüpft, ist, dass sie uns auf einem andern Wege dasselbe lehren, was wir oben im §. 1 über die Aenderung der Elasticität bei der Zusammenziehung gesagt haben. Wir bestimmen nämlich in diesen Versuchen die Gewichte, welche zu jeder Länge des thätigen Muskels gehören, können also daraus auch die Dehnungscurve des thätigen Muskels, welche wir bisher nur theoretisch construirt hatten, unmittelbar ableiten. Die Uebereinstimmung dieser Ableitung mit der oben auf anderm Wege gefundenen ist nun aber eine wichtige Bestätigung für die Richtigkeit der früher entwickelten Anschauung von der Bedeutung der Elasticitätsverhältnisse für die Leistungen des Muskels.

FÜNFTES KAPITEL.

1. Chemische Vorgänge im Muskel; 2. Wärmebildung bei der Zusammenziehung; 3. Ermüdung und Erholung; 4. Quelle der Muskelkraft; 5. Absterben des Muskels; 6. Todtenstarre.

1. Die eben besprochenen Beziehungen zwischen Elasticität und Leistung des Muskels haben uns zu der Anschauung geführt, dass der Muskel gleichsam zwei natürliche Formen hat, eine dem Ruhezustand zukommende, und eine kürzere, welche seinem thätigen Zustande entspricht. Durch die Reizung wird der Muskel veranlasst, aus der einen in die andere Form überzugehen, und deshalb verkürzt er sich. Aber dies ist offenbar weniger eine Erklärung als eine Beschreibung der Thatsache der Verkürzung. Da der Muskel bei der Verkürzung im Stande ist, Gewichte zu heben und somit Arbeit zu leisten, so fragt es sich, wodurch diese Arbeitsleistung erzeugt wird. Nach dem Gesetze der Erhaltung der Energie kann diese Arbeitsleistung nur auf Kosten einer andern Energie zu Stande kommen. Es lässt sich nun nachweisen, dass bei der Muskelverkürzung chemische Processe im Muskel vorgehen und solche, welche schon im ruhenden Muskel vor sich gehen, verstärkt werden. Es muss also auf Kosten dieser chemischen Processe die mechanische Arbeit geleistet werden, und es wäre nachzuweisen, dass der Betrag der geleisteten Arbeit den chemischen Umsetzungen genau entspricht.

Dass chemische Processe im Muskel stattfinden, ist nun leicht nachzuweisen; schwieriger aber ist es sie quantitativ zu bestimmen, und deshalb sind wir von der Lösung der eben aufgestellten Aufgabe noch weit entfernt. Schon vor längerer Zeit hat Helmholtz nachgewiesen, dass bei der Contraction der Muskeln die in Wasser löslichen Bestandtheile des Muskels abnehmen, die in Alkohol löslichen dagegen zunehmen. Du Bois-Reymond hat gezeigt, dass bei der Thätigkeit der Muskeln in ihnen eine Säure entsteht; wahrscheinlich die sogenannte Fleischmilchsäure. Ruhende Muskeln enthalten ferner eine gewisse Menge eines stärkeartigen Stoffes, Glycogen genannt, und wie Nasse und Weiss gezeigt haben, wird bei der Thätigkeit der Muskeln das Glycogen zum Theil verbraucht und in Zucker und Milchsäure verwandelt. Endlich lässt sich beweisen, dass im Muskel bei der Contraction Kohlensäure gebildet wird. Alle diese chemischen Umwandlungen sind im Stande, Wärme und Arbeit zu produciren. Für die Bestimmung, ob der ganze Betrag der geleisteten Arbeit auf diese Quelle zurückgeführt werden kann, entsteht aber noch eine besondere Schwierigkeit daraus, dass ähnlich wie bei andern Maschinen neben der mechanischen Arbeit stets auch Wärme producirt wird. In der That erwärmt sich ein Muskel, wenn er sich contrahirt, wie Béclard und genauer noch Helmholtz nachgewiesen haben. Mit empfindlichen Werkzeugen ist man sogar im Stande, schon bei einer einzelnen Muskelcontraction ein Wärmerwerden des Muskels nachzuweisen.

Die Kenntniss der chemischen Zusammensetzung der Muskeln ist noch eine sehr unvollkommene. Abgesehen davon, dass die Chemie gerade den Hauptbestandtheilen der Muskeln, den Eiweisskörpern, noch ohne genügende Hülfsmittel der Untersuchung gegenübersteht, ergibt sich noch eine besondere Schwierigkeit aus der leichten Veränderlichkeit der den lebenden Muskel zusammensetzenden Stoffe. Die gewöhnlich in der Chemie

angewandten Methoden der Trennung und Isolirung verschiedener Stoffe lassen uns hier im Stich, weil sie den Muskel in seinem Bestand wesentlich verändern. So müssen wir uns genügen lassen, nur so viel als feststehend anzunehmen, dass im Muskel verschiedene Eiweisskörper vorkommen, von welchen der eine dem Muskel eigenthümlich zu sein scheint und den Namen Myosin führt, ausserdem die stickstofflosen Körper Glycogen und Inosit und etwas Fett und eine Reihe von Salzen, unter welchen die Kalisalze überwiegen. Ob die im Muskel stets, wenn auch nur in geringer Menge vorkommende Fleischmilchsäure als normaler Bestandtheil der Muskelsubstanz anzusehen sei oder vielmehr als Zersetzungsproduct, kann zweifelhaft erscheinen. Dasselbe gilt von der gasförmigen Kohlensäure, welche ebenso wie die Milchsäure wahrscheinlich erst bei der Thätigkeit des Muskels gebildet wird, ferner von den in geringen Mengen im Muskel vorkommenden stickstoffreichen Körpern, namentlich Kreatin, welche auch wol nur als Zersetzungsproducte der Eiweisskörper anzusehen sind.

2. Aus allen diesen dürftigen Kenntnissen geht mit Sicherheit nur soviel hervor, dass bei der Muskelthätigkeit ein Theil der Muskelsubstanz sich mit Sauerstoff verbindet und theils Kohlensäure, theils weniger hoch oxydirte Producte bildet. Dass bei diesen Oxydationsvorgängen Wärme gebildet wird, wie schon oben angeführt wurde, kann uns nicht wundernehmen. Um diese Wärmebildung nachzuweisen, bediente sich Helmholtz der thermo-elektrischen Methode. In einem aus zwei verschiedenen Metallen, z. B. Kupfer und Eisen, gebildeten Kreise entsteht ein elektrischer Strom, sobald die beiden Berührungsstellen, an denen die Metalle zusammenstossen oder zusammengelöthet sind, ungleiche Temperaturen haben. Die Stärke dieses Stromes ist dem Unterschied der Temperaturen proportional, und dadurch ist es möglich, aus der Stärke des Stromes

die Temperatur der einen Löthstelle zu bestimmen, wenn die der andern bekannt ist. In unserm Falle, wo es sich nicht darum handelt, absolute Temperaturen zu bestimmen, sondern nur eine vorhandene Erwärmung nachzuweisen, vereinfacht sich die Methode. Man hat nur nöthig, dafür zu sorgen, dass zuerst die beiden Löthstellen gleiche Temperatur haben, was man aus der Abwesenheit jedes Stromes erkennt, und kann dann unmittelbar aus der Stärke des später auftretenden Stromes den Grad der Erwärmung berechnen.

Um dies auszuführen brachte Helmholtz die beiden Schenkel eines eben getödteten Frosches in einen geschlossenen Kasten, nachdem die zur Wärmebestimmung dienenden Metalle so angeordnet waren, dass die eine Löthstelle in die Musculatur des einen, die andere Löthstelle in die Musculatur des andern Schenkels eingeführt worden war. Er wartete nun ab, bis die Temperaturen beider Schenkel gleich geworden waren, sodass bei Verbindung der Metalle mit einem empfindlichen Multiplicator kein Strom nachweisbar war. Sodann wurden die Muskeln des einen Schenkels durch passend zugeleitete Inductionsströme in starken Tetanus versetzt, während die Muskeln des andern Schenkels in Ruhe verblieben. Die zusammengezogenen Muskeln erwärmten sich nun und theilten ihre Wärme der in ihnen befindlichen Löthstelle mit; es entstand ein elektrischer Strom, dessen Stärke gemessen wurde. Die dadurch berechnete Erwärmung der Muskeln beträgt etwa 0,15 Grad. Diese Wärme könnte für gering erachtet werden, ist es aber nicht, wenn man bedenkt, dass wir es doch nur mit einer kleinen Muskelmasse zu thun haben, die einen erheblichen Theil der in ihr erzeugten Wärme durch Strahlung und Leitung an die Umgebung verlieren muss.

Um sich von der Grösse der hier erzeugten Wärme eine Vorstellung zu machen, wollen wir annehmen, die specifische Wärme des Muskels sei gleich der des Wassers. Da der Muskel zum grössten Theil aus Wasser

besteht, kann diese Annahme nicht erheblich von der Wahrheit abweichen.* Unter specifischer Wärme einer Substanz verstehen wir bekanntlich diejenige Wärmemenge, welche nöthig ist, um ein Gramm der Substanz gerade um einen Grad zu erwärmen, die für Wasser nöthige Menge als Einheit betrachtet. Unter unserer Voraussetzung ist also zum Erwärmen von einem Gramm Muskelsubstanz um einen Grad ungefähr eine Wärmeeinheit erforderlich. Folglich sind in jedem Gramm Muskelsubstanz mindestens 0,15 Wärmeeinheiten erzeugt worden. Nun wissen wir, dass jede Wärmeeinheit 424 Arbeitseinheiten äquivalent ist, d. h. wenn die Wärme zu mechanischer Arbeit verwerthet wird, können von einer Wärmeeinheit 424 Gr. einen Meter hoch gehoben werden. Würde also im Muskel während des Tetanus keine Wärme frei, sondern würde diese in Arbeit verwandelt, so könnte ein jedes Gramm Muskelsubstanz 0,15 . 424 = 63,6 Gr. einen Meter hoch heben. Dieser Werth stellt also das Minimum dessen dar, was beim Tetanus im Muskel als „innere Arbeit" geleistet wird.

Indem man Stäbchen oder Streifen zweier Metalle abwechselnd so aneinander löthet, dass alle Löthstellen in zwei Flächen angeordnet sind, kann man noch viel feinere Temperaturunterschiede messen als beim Tetanus auftreten. Eine solche Anordnung nennt man eine Thermosäule. Heidenhain liess eine solche Thermosäule von Antimon- und Wismuthstäbchen fertigen, bedeckte je eine der Endflächen mit einem Wadenmuskel eines Frosches und wartete, bis beide gleiche Temperatur angenommen hatten. Dann reizte er den einen Muskel zur Thätigkeit, und bei der Empfindlichkeit der Vorrichtung konnte er nicht nur die bei einer einzelnen Zuckung auftretende Erwärmung noch bestimmen,

---

* Nach einer neuern Angabe von Dr. Adamkiewicz soll die specifische Wärme des Muskels sogar grösser sein als die des Wassers, während bisher angenommen wurde, das Wasser habe die grösste specifische Wärme aller bekannten Substanzen mit Ausnahme des Wasserstoffgases.

sondern sogar Unterschiede in derselben je nach den Umständen, unter denen die Zuckung geschah (Belastung u. s. w.) nachweisen.

Nach dem Gesetz von der Erhaltung der Energie wäre zu erwarten, dass in solchen Fällen, wo der Muskel grössere mechanische Arbeit leistet, die Wärmebildung geringer werde und umgekehrt. Bei der Belastung des Muskels mit Gewichten nimmt, wie wir gesehen haben, mit steigenden Gewichten die Arbeitsleistung bis zu einer gewissen Grenze zu. Es sollte also die Wärmebildung in diesem Falle abnehmen. Dies hat sich aber in den Versuchen, welche Heidenhain anstellte, nicht bewährt. Wir müssen daher, da man nicht annehmen kann, dass das sonst in der Natur allgemein gültige Gesetz von der Erhaltung der Energie* für den Muskel ungültig sei, schliessen, dass nicht bei jeder Muskelzuckung gleichviel chemische Umsetzungen stattfinden, sondern dass bei grössern Belastungen eine grössere Menge von Stoffen im Muskel verbrannt wird, sodass sowol die Wärmebildung als auch die geleistete Arbeit selbst bei gleichbleibendem Reiz je nach der Spannung des Muskels verschieden ausfallen kann. Dagegen ist es ganz im Einklang mit dem Gesetz von der Erhaltung der Energie, dass der Muskel beim Tetanus, bei welchem gar keine äussere Arbeit geleistet wird, die grösste Menge von Wärme bildet. Die innere Arbeit des Muskels wird hierbei ganz in Wärme verwandelt, welche die Muskelsubstanz erwärmt und deren Betrag, wie wir gesehen haben, wenigstens annähernd gemessen und berechnet werden kann.

3. Eine Folge der chemischen Umsetzungen, welche im Muskel bei seiner Thätigkeit stattfinden, ist natürlich, dass die den Muskel zusammensetzenden Stoffe zum Theil verbraucht und an ihrer Stelle andere ab-

---

* Ueber dieses Gesetz ist das vortreffliche Werkchen von Balfour Stewart („Internationale wissenschaftliche Bibliothek“, IX. Bd.), zu vergleichen.

gelagert werden. Solange der Muskel sich noch unversehrt im Körper des Thieres befindet, wird ein Theil dieser gebildeten Stoffe fortgeschwemmt, und an ihre Stelle neues Ernährungsmaterial zugeführt zum Ersatz der verbrauchten Stoffe. Wir können deswegen die bei der Muskelthätigkeit entstehenden Zersetzungsproducte in dem Blute der Thiere nachweisen und aus dem Blute werden sie in besondern Ausscheidungsorganen aus dem Körper entfernt. Dem entsprechend finden wir, dass durch Muskelarbeit der Betrag der ausgeschiedenen Kohlensäure beträchtlich erhöht wird, und die übrigen Zersetzungsproducte des Muskels, wie Kreatin und der aus diesem entstehende Harnstoff, Milchsäure u. s. w. finden sich im Harne wieder. Je reichlicher der Blutstrom durch die Muskeln fliesst, desto schneller wird diese Fortschaffung der Zersetzungsproducte aus dem Muskel stattfinden. Bei dem ausgeschnittenen Muskel ist dies natürlich nur in sehr untergeordnetem Maasse möglich. Es erklärt sich hierdurch, weshalb ein ausgeschnittener Muskel nur ganz kurze Zeit thätig zu sein vermag. Tetanisiren wir z. B. einen solchen Muskel anhaltend, so sehen wir, dass die anfangs sehr bedeutende Verkürzung sehr bald geringer wird und schliesslich ganz aufhört. Wir sagen dann, der Muskel sei ermüdet. Gönnen wir ihm Ruhe, so erholt er sich wieder und kann von neuem zur Verkürzung veranlasst werden. Diese Erholung ist aber stets eine unvollkommene; sie wird bei Wiederholung der Versuche immer mangelhafter, die Pausen, welche dazu nöthig sind, werden immer grösser, und schliesslich bleibt der Muskel unfähig sich ferner zu verkürzen. Wird der Muskel nicht tetanisirt, sondern nur durch einzelne Reize zu einzelnen Zuckungen veranlasst, so kann er ausserordentlich lange thätig sein. Wir können daraus schliessen, dass vielleicht ein Theil der Zersetzungsproducte sich wieder zurückbildet; oder wir müssen annehmen, dass der Muskel einen grossen Vorrath von zersetzbarem Material enthält, welches

aber nur nach und nach zersetzt werden kann. Solange das Blut noch durch den Muskel strömt, werden die Zersetzungsproducte, wie wir gesehen haben, bald fortgeschwemmt; aber, da auch hier Ermüdung eintritt, so kommen wir zu demselben Schluss, dass das vorhandene zersetzbare Material nur nach und nach der Zersetzung unterworfen werden kann, und dass daher auch in diesen Falle Pausen zwischen den einzelnen Thätigkeiten nöthig werden. Der im unversehrten Organismus enthaltene Muskel unterscheidet sich aber von dem ausgeschnittenen wesentlich dadurch, dass für das verbrauchte Material voller Ersatz stattfinden kann. Demgemäss ist er nicht nur im Stande nach Ablauf der Ruhepause wieder von neuem thätig zu werden, sondern wenn das zugeführte Material das verbrauchte übertrifft, ist er sogar später im Stande mehr Arbeit zu leisten als beim ersten mal. Hierauf beruht es, dass die Muskel durch eine passende Abwechselung von Ruhe und Thätigkeit kräftiger werden.

4. Es entsteht nun die Frage, welche Stoffe in dem Muskel bei der Thätigkeit verbraucht werden. Da der Muskel vorzugsweise aus eiweissartigen Körpern besteht, so hat man angenommen, dass auch diese durch ihre Zersetzung die Arbeit leisten. Wir haben aber gesehen, dass im Muskel auch stickstofflose Körper, Glycogen und Muskelzucker enthalten sind, und dass bei der Thätigkeit Milchsäure entsteht, welche aus diesen letztern entstanden sein muss. Wenn man nun auch nicht im Stande ist, die Producte der Umsetzung in einem einzigen Muskel zu bestimmen, so kann man dies doch für die Muskeln des ganzen Körpers bei länger andauernder Thätigkeit thun; denn die Producte der Umsetzung gehen schliesslich in die Ausscheidungen über, und der ganze Betrag, um welchen die Ausscheidungen vermehrt werden, kann offenbar als ein Maassstab für die Umsetzung in den arbeitenden Muskeln angesehen werden. Die stickstoffhaltigen Bestandtheile des Mus-

kels werden schliesslich fast ausnahmslos in Gestalt von Harnstoff mit dem Harne ausgeschieden. Wenigstens ist der Stickstoffgehalt der übrigen Ausscheidungsproducte ein so ausserordentlich geringer, dass wir ihn ohne Fehler vernachlässigen können. Wir sind nun im Stande, den Gehalt des Harnes an Harnstoff sehr genau zu bestimmen. Selbst bei vollständiger Ruhe des Körpers, wobei freilich durch die Bewegung des Herzens, der Athemmuskeln u. s. w. immer noch eine beträchtliche Arbeit im Körper geleistet wird, ist die Harnstoffausscheidung nur allein von der Stickstoffmenge, welche in der Nahrung eingeführt wird, abhängig. Nehmen wir vollkommen stickstofffreie Kost, so sinkt die Harnstoffausscheidung auf ein bestimmtes Maass herab, auf welchem sie sich dann längere Zeit constant erhält. Wenn nun eine grössere Arbeit geleistet wird, so pflegt in der That eine geringe Vermehrung der Harnstoffausscheidung einzutreten. Wir können die Menge von eiweissartigen Stoffen berechnen, welche im Körper umgesetzt werden mussten, um diesen Mehrbetrag von ausgeschiedenem Harnstoff zu liefern. Nun kennen wir auch das Wärmeäquivalent der Eiweisskörper, d. h. wir wissen, wie viel Wärme durch Verbrennung eines gegebenen Gewichts von Eiweisskörpern producirt wird, und da wir das mechanische Aequivalent der Wärme kennen, so lässt sich ferner berechnen, wieviel Arbeit im günstigsten Falle durch jene Eiweisskörper erzeugt werden konnte. Vergleichen wir diesen Arbeitswerth mit dem Betrag der wirklich geleisteten Arbeit, so bekommen wir stets eine viel zu kleine Ziffer. Daraus geht also mit Bestimmtheit hervor, dass die im Körper verbrannten Eisweissstoffe nicht im Stande sind, die geleistete Arbeit zu liefern, wir müssen vielmehr annehmen, dass ausser ihnen noch andere Stoffe verbrannt wurden, welche zur Arbeitsleistung beigetragen haben, ja sogar den grössten Betrag derselben geliefert haben. Vergleichen wir andererseits die von einem Menschen ausgeschiedene Kohlensäure während

der Ruhe und während grösserer Arbeitsleistung, so finden wir eine ausserordentlich erhebliche Steigerung derselben und bei Berechnung der Arbeitsleistung, welche durch Verbrennung einer entsprechenden Menge Kohle zu Stande kommen kann, finden wir Werthe, die der wirklich geleisteten Arbeit ziemlich nahe kommen.

Durch diese Erfahrung ist es also erwiesen, dass die Muskeln ihre Arbeit weniger auf Kosten von eiweissartigen Körpern als vielmehr durch Verbrennung stickstoffloser Stoffe erzeugen. Dem entsprechend muss daher auch der Ersatz sein, dessen der Körper bedarf, wenn er im leistungsfähigen Zustande bleiben soll. Es ergibt sich also die für die Ernährungsfrage ausserordentlich wichtige Folgerung, dass Menschen, welche grosse Arbeit zu leisten haben, einer an Kohlenstoff reichen Nahrung bedürfen. Man hat früher das Gegentheil angenommen, und sich dabei darauf berufen, dass die englischen Arbeiter, welche im Durchschnitt mehr zu arbeiten im Stande sind als die französischen, sich mehr von Fleisch, also einer stickstoffreichen Substanz nähren. Man hat auch auf die grossen Raubthiere hingewiesen, welche sich ausschliesslich von Fleisch ernähren, und die sich durch ihre bedeutende Muskelkraft auszeichnen. Beide Beispiele beweisen nicht, was man aus ihnen folgern wollte. Was zunächst die englischen Arbeiter anbelangt, so ergibt eine genaue Betrachtung der von ihnen gewöhnlich genossenen Kost, dass sie neben dem Fleische auch sehr erhebliche Mengen kohlenstoffreicher Nahrung: Brot, Kartoffeln, Reis u. s. w. zu sich nehmen. Was die Raubthiere anlangt, so lässt sich nicht leugnen, dass sie sehr erheblicher Arbeitsleistungen fähig sind; doch lehrt auch hier eine eingehendere Betrachtung, dass die Summe der von ihnen geleisteten Arbeit im Vergleich zu der stetigen Arbeit eines Zugpferdes oder Ochsen jedenfalls sehr gering ist. Wir müssen uns das Verhältniss der Nahrung zu der Arbeitsleistung an dem Muskel offenbar ähnlich vorstellen, wie das Verhältniss des

Heizmaterials eines Dampfkessels zu der Arbeitsleistung der Dampfmaschine. Jedermann weiss, dass es unter dem Kessel verbrannte Kohle ist, welche schliesslich durch den Mechanismus der Maschine in Arbeit verwandelt wird. Es wäre möglich dieselbe Arbeitsleistung auch durch Verbrennen stickstoffhaltiger Substanzen zu erzeugen; aber wir müssten dazu beträchtlich grössere Mengen verwenden. Nun können wir die Maschine, die wir Muskel nennen, nicht mit reiner Kohle beschicken; unter den Bedingungen, welche im Organismus vorhanden sind, kann reine Kohle nicht zur Arbeitsleistung verwendet werden, weil sie nicht verdaut und bei der niedern Temperatur des Körpers auch nicht oxydirt werden kann. Aber die kohlenstoffreichen Verbindungen, welche wir in den Kohlehydraten (Stärke, Zucker u. s. w.) und in den Fetten besitzen, sind dazu geeignet, und sie liefern bei gleichem Gewicht viel beträchtlichere Arbeitsmengen als die stickstoffhaltigen Eiweisskörper. Wenn also der Muskel überhaupt im Stande ist, durch Verbrennung der in ihm vorhandenen stickstofffreien Körper Arbeit zu leisten, so ist dies offenbar ein ähnliches Verhältniss wie bei der Dampfmaschine, bei welcher die Arbeit durch Verbrennung von Kohle geleistet wird. Man hat dagegen eingewandt, dass der Betrag der stickstofflosen Substanz im Muskel ein sehr geringer sei; aber dieser Einwand ist kaum stichhaltig. Wenn wir uns vorstellen, dass wir eine ganze Dampfmaschine mitsammt dem Kessel und der auf dem Roste befindlichen Kohle einer chemischen Analyse unterwerfen könnten, so würde der Procentgehalt dieser ganzen Masse an Kohle offenbar auch ausserordentlich gering ausfallen. Es ist aber nicht die in jedem Augenblicke vorhandene Kohlenmenge, welche die Arbeit der Maschine leistet, sondern die ganze Menge, welche im Laufe der Zeit immer von neuem durch den Heizer zugeführt wird. Nun spielt dem Muskel gegenüber das Blut die Rolle des Heizers. Es führt dem Muskel fortwährend Stoffe zu, und die durch die Arbeit er-

zeugten Verbrennungsproducte entweichen aus dem Muskel wie die Kohlensäure aus dem Schornstein des Dampfkessels. Wir könnten offenbar die Menge der von einer Dampfmaschine verbrauchten Kohle genau bestimmen, wenn wir die durch den Schornstein entweichende Kohlensäure auffingen und analysirten. Ganz ebenso verfahren wir mit dem Muskel. Der Schornstein des Muskels wird durch die Lungen gebildet; die dort entweichende Kohlensäure fangen wir auf und berechnen aus ihr, wieviel Kohle verbrannt sein muss. Was nicht in Gasform bei der Verbrennung der Kohle entweicht, bleibt als Asche zurück. Dieser Asche der Dampfkesselfeuerung entspricht der Harnstoff und was sonst aus dem Muskel in den Harn übergeht. Die Summe beider muss genau dem Betrage der in dem Muskel erzeugten Verbrennungsproducte entsprechen.

Wenn nun auch die geringe Menge der im Muskel vorhandenen stickstofffreien Substanzen keineswegs ein Hinderniss ist, in ihnen die hauptsächlichste Quelle der Muskelarbeit zu sehen, so unterscheidet sich doch in einem Punkte die Maschine, welche wir Muskel nennen, von der Dampfmaschine, der sie sonst so auffallend ähnlich ist. Wir haben gesehen, dass die Ausscheidung des Harnstoffs bei vermehrter Muskelthätigkeit eine, wenngleich nicht sehr erhebliche Zunahme erfährt. Es muss also offenbar auch eine beträchtlichere Zerstörung des Hauptbestandtheils der Muskelsubstanz stattfinden, des Gewebes, aus dem der Muskel vorzugsweise aufgebaut ist, und welches wir mit den metallischen Theilen der Dampfmaschine vergleichen können. Nun findet ja auch bei dieser eine Abnutzung der Metalltheile statt; aber sie ist eine verhältnissmässig ausserordentlich geringe. Die Muskelmaschine ist nicht aus so dauerhaftem Material construirt; sie nutzt sich deshalb bei jeder Thätigkeit verhältnissmässig erheblich ab. Da diese Stoffe den Körper in einer höher oxydirten Form verlassen, als sie im Muskel vorhanden waren, so muss bei dieser theilweisen Verbrennung des Ma-

schinenmaterials selbst auch Wärme und Arbeit frei werden. Die Muskelmaschine arbeitet also zum Theil auf Kosten ihrer eigenen Formelemente und wenn sie dauernd arbeiten soll, so muss nicht nur das hauptsächliche Heizmaterial, sondern auch das Material zum Wiederersatz der Formelemente fortwährend zugeführt werden. Je genauer die zugeführte Nahrung in ihrer Zusammensetzung den verbrauchten Stoffen entspricht, desto vollständiger wird die Wiederherstellung sein können. Wie wir gesehen haben, ist der Verbrauch von stickstoffloser Substanz verhältnissmässig gross, und deswegen wäre es ganz falsch, wenn wir den Ersatz nur durch stickstoffhaltige Stoffe leisten wollten. Dem entsprechen auch vollkommen die Erfahrungen, welche man bei der Ernährung arbeitender Menschen und Thiere gesammelt hat. Die Zufuhr von stickstoffhaltiger Substanz ist nothwendig, um die Muskeln in gutem Stande zu erhalten; aber eine reichliche Zufuhr kohlenstoffreicher Verbindungen, wie sie in den stickstofflosen Nahrungsstoffen gegeben sind, ist erforderlich, um den nöthigen Betrag des hauptsächlichsten Arbeitsmaterials zu liefern. Die ausserordentlich kräftigen sehr schwer arbeitenden tiroler Holzarbeiter nehmen deshalb auch neben einer gewissen Summe stickstoffhaltiger Substanz enorme Mengen von kohlenstoffreicher Nahrung zu sich. Sie leben fast ausschliesslich von Mehl und Butter. Nur einmal in der Woche, Sonntags, geniessen sie Fleisch und trinken Bier. Sechs Tage lang sind sie auf das angewiesen, was sie in den Wald mit hinausnehmen. Man kann daher bei ihnen sehr genau die Art der Ernährung controliren. Der grosse Fettgehalt ihrer täglichen Nahrung ist es hauptsächlich, dem sie die Möglichkeit zu so anstrengender Arbeit verdanken. Gemsenjäger und Bergbewohner überhaupt nehmen bei anstrengenden Partien hauptsächlich Speck und Zucker als Proviant mit. Sie sind durch die Erfahrung belehrt, dass diese kohlenstoffreichen Verbindungen vorzugsweise im Stande sind, sie zur Leistung grosser

Arbeiten zu befähigen. Der Zucker ist zu diesem Zwecke um so geeigneter, weil er bei seiner leichten Löslichkeit sehr schnell ins Blut übergeht und deswegen vorzugsweise zu schnellem Ersatz der verbrauchten Kräfte dienen kann. Für längere Zeit als ausschliessliches oder auch nur hauptsächlichstes Nahrungsmittel ist er nicht geeignet, weil bei grösserer Zufuhr von Zucker derselbe im Magen in Milchsäure übergeht, und dadurch die Verdauung schädigt.

5. Wenn ausgeschnittene Muskeln einige Zeit nach der Abtrennung vom Körper gelegen haben, findet in ihnen eine Umwandlung statt, wobei sie die Fähigkeit, sich auf Reize zu verkürzen, einbüssen. Noch schneller erfolgt diese Umwandlung, wenn sie durch häufig wiederholte Reize zur Thätigkeit veranlasst wurden. Die Zeit, während welcher diese Veränderung sich einstellt, ist eine sehr wechselnde und hängt hauptsächlich von der Natur des Thieres und von der Temperatur ab. Säugethiermuskeln verlieren die Fähigkeit sich zu verkürzen bei mittlerer Zimmertemperatur schon nach etwa 20—30 Minuten, Froschmuskeln erst nach mehrern Stunden, man hat sogar den Wadenmuskel des Frosches 48 Stunden lang bei gewöhnlicher Zimmertemperatur zucken sehen. Bei einer Temperatur von 0° bis 1° C. kann derselbe Muskel selbst acht Tage lang seine Fähigkeit, sich zu verkürzen, behalten. Bei Temperaturen von 45° und darüber geht diese Fähigkeit dagegen in wenigen Minuten verloren. Ganz dasselbe findet nun auch statt, wenn die Muskeln im Körper des Thieres bleiben, wenn aber der Strom des Blutes durch dieselben unterbrochen wird, sei es durch den allgemeinen Tod des Thieres, sei es durch örtliche Unterbindung der Gefässe. Man bezeichnet diesen Verlust der Zusammenziehungsfähigkeit als den T o d des Muskels. Der Muskeltod fällt also nicht zeitlich mit dem Tode des ganzen Thieres zusammen, sondern

folgt dem allgemeinen Tode in einer Zeit von etwa einer halben bis zu mehrern Stunden nach.

6. Betrachtet man einen abgestorbenen Froschmuskel, so bemerkt man, dass er im Aussehen sich wesentlich von einem frischen unterscheidet. Er sieht nicht so durchscheinend aus wie dieser, ist vielmehr trübe und weisslich; zugleich fühlt er sich härter an, ist teigig, weniger elastisch, aber dehnbarer, endlich mürbe und zerreissbar, um so mehr, je weiter die Veränderung vorgeschritten ist. Ganz ähnliche Veränderungen erfahren auch die Muskeln in einer Leiche. Man bezeichnet dieselben als Todtenstarre. Du Bois-Reymond hat nachgewiesen, dass bei dieser Todtenstarre die ursprünglich alkalische oder neutrale Reaction in eine saure übergeht. Es kommt dies wahrscheinlich durch eine Umwandlung des neutralen Glycogens und Inosits in Milchsäure zu Stande, welche mit den vorhandenen Alkalien sauer reagirende Salze bildet. Auf dieser Umwandlung beruht auch das allmähliche Mürbewerden des Schlachtfleisches, welches, wenn man es unmittelbar nach dem Tode kocht, bekanntlich hart und zähe bleibt. Bleibt dagegen das Fleisch längere Zeit nach dem Tode liegen, so löst sich die Todtenstarre wieder, die einzelnen Bündel haften nicht mehr so fest aneinander, und in diesem Zustande ist es für die Zubereitung als Speise geeigneter, da es dann mürbe und leicht zerkaubar ist und den Verdauungssäften leichter zugänglich wird.

Die Todtenstarre hat also in chemischer Beziehung eine gewisse Aehnlichkeit mit den Umwandlungen, welche bei der Thätigkeit des Muskels auftreten. Auch bei dieser wird eine Säure gebildet, welche aber durch das alkalische Blut wieder ausgeglichen und fortgeschwemmt wird. Bei der Todtenstarre kann dieser Ausgleich nicht eintreten, weil die Blutcirculation nicht mehr besteht. Aus diesem Grunde tritt die Todtenstarre viel schneller bei solchen Muskeln ein, welche

vor dem Tode stark gereizt wurden, z. B. bei gehetztem Wilde. Während aber die Säurebildung bei dem thätigen Muskel immer nur eine sehr geringe sein kann, häuft sie sich in dem todtenstarren Muskel in beträchtlichen Mengen an, und wirkt daher auflockernd auf das Bindegewebe, welches die Fasern zusammenhält, sodass diese leichter zerfallen. Zugleich geht aber noch im Innern der Muskelfaser eine deutliche Veränderung vor sich. Betrachtet man eine frische, lebende und eine todtenstarre Muskelfaser unter dem Mikroskop, so zeigt sich letztere trüb, undurchsichtig; die Querstreifen sind schmaler und näher aneinander gerückt, und der Inhalt ist nicht wie bei der lebenden Faser beweglich und flüssig, sondern fest und brüchig. Wenn die Muskeln, ohne gedehnt zu sein, der Todtenstarre verfallen, so pflegen sie sich etwas zu verkürzen und dicker zu werden. An den beweglichen Gesichtsmuskeln einer Leiche hat dies zur Folge, dass die unmittelbar nach dem Tode schlaff gewordenen Züge wieder einen gewissen Ausdruck erlangen. An den Gliedmaassen der Leichen entsteht durch die Todtenstarre der Muskeln eine gewisse Steifigkeit, sodass die Theile in der Lage, in der sie sich zufällig beim Tode befinden, festgehalten werden, wovon der Name Todtenstarre hauptsächlich herrührt. Diese Veränderung tritt übrigens in den Muskeln einer Leiche nicht in allen Theilen gleichzeitig auf; gewöhnlich beginnt sie in den Gesichts- und Nackenmuskeln und steigt allmählich hinab, sodass die Beinmuskeln zuletzt befallen werden. In derselben Reihenfolge folgt dann auch wieder die Lösung der Todtenstarre.

Wegen der Verkürzung, welche die Muskeln bei der Todtenstarre erfahren, hat man früher geglaubt, dieselbe für eine wahre Zusammenziehung ansehen zu müssen, gleichsam für eine letzte Kraftäusserung der Muskeln, mit welcher diese von ihrer eigenthümlichen Fähigkeit Abschied nehmen. Es ist aber durch nichts bewiesen, dass diese Verkürzung bei der Todtenstarre,

welche übrigens selbst durch schwache Belastungen schon verhindert wird, irgendwie mit der wahren Thätigkeit übereinstimme. Alle Erscheinungen der Muskelstarre erklären sich vielmehr vollkommen, wenn man annimmt, dass ein Bestandttheil des Muskels, welcher im lebenden Muskel flüssig ist, fest wird oder gerinnt. Die Todtenstarre wäre demnach ein ähnlicher Vorgang wie die Gerinnung des Blutes, welches gleichfalls nach dem Tode oder nach dem Ausfliessen aus den Blutgefässen fest wird, indem einer seiner Bestandtheile, der Blutfaserstoff oder Fibrin sich in fester Form ausscheidet. Diese Ansicht von der Todtenstarre ist schon von E. Brücke ausgesprochen und später von Kühne bestätigt worden. Wenn man Froschmuskeln durch Ausspritzen mit einer unschädlichen Flüssigkeit, z. B. verdünnter Kochsalzlösung, von allem Blute befreit und dann auspresst, so gewinnt man einen Saft, welcher einen Theil des flüssigen Inhalts der Muskelfasern darstellt. Lässt man diese Flüssigkeit bei gewöhnlicher Zimmertemperatur einige Stunden stehen, so bildet sich in ihr ein flockiges Gerinsel, und zwar zu derselben Zeit, zu welcher andere Muskeln desselben Thieres todtenstarr werden. Die ausgepresste Muskelflüssigkeit ist ursprünglich ganz neutral, wird aber, während das Gerinsel sich bildet, nach und nach sauer. Die Aehnlichkeit der Vorgänge in dieser Muskelflüssigkeit und in dem Muskel selbst ist daher der Art, dass wir wohl berechtigt sind anzunehmen, dass auch im Muskel selbst zu jener Zeit eine Gerinnung unter gleichzeitiger Bildung einer Säure stattfindet, und dass diese Gerinnung den eigentlichen Act der Todtenstarre darstellt.

Wie wir gesehen haben tritt die Todtenstarre um so früher ein, je höher die Temperatur ist. Ganz ebenso verhält sich der ausgepresste Muskelsaft. Erwärmt man ihn auf 45° C., so gerinnt er innerhalb weniger Minuten und wird zugleich sauer. Auch Muskeln, welche auf 45° erwärmt werden, verfallen inner-

halb weniger Minuten der Todtenstarre. Erwärmt man sie noch weiter bis auf 73° und darüber, so ziehen sie sich zu unförmlichen Klumpen zusammen, werden ganz hart und weiss und stellen ein festes derbes Gewebe ähnlich gekochtem Eiweiss dar. Wir können daraus schliessen, dass ausser dem bei der Todtenstarre gerinnenden Stoffe noch andere lösliche Eiweisskörper im Muskel vorhanden sind, die sich dem gewöhnlichen Eiweiss ähnlich verhalten, wie es im Blute und in den Eiern vorkommt; denn auch dieses gerinnt bei einer Erhitzung auf 73°. Wir sehen also, dass im Muskel verschiedene Arten von Eiweiss vorkommen. Die bei 45° oder bei gewöhnlicher Zimmertemperatur, wenn auch später, gerinnende Art hat man Muskelfaserstoff oder Myosin genannt. Wir können uns vorstellen, dass dieser Eiweisskörper an und für sich löslich ist, aber durch die im Muskel auftretende Säure in eine unlösliche Form übergeführt wird. Dann würde also die Todtenstarre die Folge der Säurebildung sein. Doch sind über diesen Punkt unsere Kenntnisse noch zu unvollkommen und müssen es bleiben, bis die Chemie die Natur der Eiweisskörper besser aufgeklärt haben wird.

SECHSTES KAPITEL.

1. Formen der Muskeln; 2. Verbindung mit den Knochen; 3. Elastische Spannung; — 4. Glatte Muskelfasern; 5. Peristaltische Bewegung; 6. Willkürliche und unwillkürliche Bewegung.

1. Bei der Betrachtung der Muskelleistungen in den frühern Kapiteln haben wir immer gleichsam einen idealen Muskel vor Augen gehabt, dessen Fasern alle gleich lang und untereinander parallel gedacht wurden. Solche Muskeln gibt es in der That; sie sind aber selten. Wenn ein solcher Muskel sich verkürzt, so wirkt jede Faser desselben gleich allen andern, die Gesammtwirkung des Muskels ist einfach die Summe der Einzelwirkungen aller Fasern. In der Regel aber sind die Muskeln nicht so einfach gebaut. Die Anatomen unterscheiden je nach der Form und der Art der Faserung kurze, lange und flache Muskeln; letztere bieten in der Regel Abweichungen von dem parallelen Faserverlauf. Entweder gehen die Fasern einerseits von einer breiten Sehne aus und streben alle nach einem Punkte zusammen, von dem dann eine kurze rundliche Sehne die Anheftung an den Knochen vermittelt (fächerförmige Muskeln); oder die Fasern setzen sich schräg an eine lange Sehne an, von der sie sich alle nach einer Richtung (halbgefiederte Muskeln) oder nach zwei entgegengesetzten Richtungen, ähnlich dem Bart einer Feder abzweigen (gefiederte Muskeln). Bei

den radien- oder fächerförmigen Muskeln wird der Zug der einzelnen Theile nach verschiedenen Richtungen erfolgen. Jeder dieser Theile kann entweder für sich allein wirken, oder alle wirken zusammen und dann setzen sich ihre Kräfte in derselben Weise zusammen, wie dies überhaupt mit in verschiedenen Richtungen wirkenden Kräften der Fall ist, nach dem sogenannten Parallelogramm der Kräfte. Als Beispiel eines solchen Muskels können wir den schon im zweiten Kapitel erwähnten Heber des Oberarms betrachten, der wegen seiner dreieckigen Form der Deltamuskel heisst. Bei diesem kommen Zusammenziehungen einzelner Theile in der That vor. Wenn sich nur der vordere Abschnitt des Muskels zusammenzieht, wird der Arm im Schultergelenk nach vorn gehoben; wenn sich nur der hintere Theil des Muskels zusammenzieht, erfolgt die Hebung nach hinten. Wenn aber alle Fasern des Muskels zusammenwirken, setzen sich die Wirkungen der einzelnen Zugkräfte zu einer Diagonale zusammen, welche die Hebung des Arms in der Ebene der gewöhnlichen Lage zur Folge hat.

Bei den halbgefiederten und gefiederten Muskeln fällt die Verbindungslinie der beiden Ansatzpunkte mit der Richtung der Fasern nicht zusammen. Wenn der Muskel sich zusammenzieht, wirkt jede Faser als eine Zugkraft in der Richtung ihrer Verkürzung. Von jeder dieser vielen Kräfte kommt aber nur eine Componente zur Geltung, welche in der Richtung, in der die Bewegung wirklich vor sich geht, liegt, und die Gesammtwirkung des Muskels ist die Summe dieser einzelnen, für jede Faser berechneten Componenten. Um die Kraft, welche ein solcher Muskel ausüben kann, und seine Hubhöhe zu berechnen, müssten wir die Zahl der Fasern, den Winkel, welchen jede mit der schliesslichen Richtung der Gesammtbewegung und die, nicht immer gleiche, Länge der Fasern bestimmen, eine Aufgabe, welche auch nur für einen einzelnen Muskel zu lösen, die Geduld auf eine harte Probe stellen würde. Glück-

licherweise bedarf es so langweiliger Bestimmungen für unsere Zwecke nicht. Die Kraft können wir nach der oben, Kapitel IV, §. 6 angegebenen Methode für viele Muskeln unmittelbar durch den Versuch bestimmen, die unter den im Körper vorhandenen Bedingungen mögliche Hubhöhe noch leichter, und für die vom Muskel zu leistende Arbeit ist es ganz gleichgültig, ob die Fasern alle parallel sind und in ihrer eigenen Richtung zur Wirkung kommen, oder ob sie irgendwelche Winkel mit dieser Wirkungsrichtung machen.*

2. Diese Wirkungsrichtung hängt aber nicht allein von dem Bau der Muskeln, sondern hauptsächlich von der Art ihrer Verknüpfung mit den Knochen ab. Die Gestalt der Knochen und ihrer Gelenke, die Bänder, welche die Knochen zusammenhalten, bewirken, dass die Knochen nur innerhalb gewisser Grenzen und meist auch nur in gewissen Richtungen beweglich sind. Betrachten wir z. B. ein reines Charniergelenk wie das Elnbogengelenk, an dem nur Beugung und Streckung möglich ist (vgl. Kapitel II, §. 4). Da hier nach der Beschaffenheit des Gelenks nur eine Bewegung in einer Ebene möglich ist, so können Muskeln, die nicht in dieser Ebene liegen, immer nur mit einem Theil ihrer Zugkräfte zur Wirkung kommen, welchen wir finden, wenn wir die Zugkraft des Muskels nach dem Gesetz vom Parallelogramm der Kräfte zerlegen und diejenige Componente suchen, die innerhalb der Bewegungsebene liegt.

Anders ist es bei den freien Kugelgelenken, welche eine Bewegung der Knochen in jeder beliebigen Richtung innerhalb gewisser Grenzen gestatten. Wenn um ein solches Gelenk herum viele Muskeln liegen, so wird jeder von ihnen, wenn er allein wirkt, den Knochen in seiner Wirkungsrichtung in Bewegung setzen; wenn aber zwei oder mehrere Muskeln gleichzeitig in Thätig-

* S. Anmerkungen und Zusätze Nr. 2.

keit gerathen, so wird ihre Wirkung die Resultirende der einzelnen Zugkräfte jedes Muskels sein, die ebenfalls wieder nach dem Gesetz vom Parallelogramm der Kräfte zu finden sind.

Noch in anderer Weise wird die Leistung der Muskeln von ihrer Anheftung an den Knochen bedingt. Letztere sind als Hebel zu betrachten, die sich um ihre, durch die Gelenke gegebenen Achsen drehen. Meistens stellen sie einarmige, zuweilen auch zweiarmige Hebel vor. Nun ist aber die Zugrichtung der Muskeln selten senkrecht zu dem zu bewegenden Knochenhebel gerichtet, sondern meistens unter einem spitzen Winkel. In einem solchen Falle kommt wiederum nicht die ganze Zugkraft des Muskels zur Geltung, sondern nur eine auf den Hebelarm senkrechte Componente. Es ist nun beachtenswerth, dass in vielen Fällen die Knochen an den Ansatzstellen der Muskeln Vorsprünge und Erhabenheiten besitzen, über welche die Muskelsehne wie über eine Rolle fortgeht und dadurch unter einem günstigen Winkel an den Knochen angreift, oder dass in andern Fällen in der Sehne selbst knorpelige oder knöcherne Verdickungen vorhanden sind (sogenannte Sesambeine), welche in demselben Sinne wirken. Das grösste dieser Sesambeine ist die Kniescheibe, welche in die starke Sehne der vordern Oberschenkelmuskeln eingeschaltet die Ansatzrichtung dieser Sehne am Schienbein günstiger gestaltet, als sie sonst wäre. Zuweilen aber läuft die Sehne eines Muskels über eine wirkliche Rolle, sodass die Richtung, in welcher die Muskelfasern sich verkürzen, von derjenigen, in welcher ihr Zug zur Wirkung kommt, ganz und gar abweicht.

3. Eine letzte bedeutsame Folge der Verbindung der Muskeln mit den Knochen ist ihre dadurch bewirkte Dehnung. Wenn wir bei einer Leiche ein Glied in seine gewöhnliche, auch im Leben meist innegehaltene Lage bringen und dann einen Muskel am einen Ende

von seinem Ansatz ablösen, so zieht er sich zurück und wird kürzer. Dasselbe geschieht im Leben, wie man bei der von Chirurgen geübten Sehnendurchschneidung, die zur Heilung von Verkrümmungen ausgeführt wird, beobachten kann. Da der Erfolg während des Lebens und nach dem Tode der gleiche ist, so haben wir es dabei offenbar mit einer Wirkung der Elasticität zu thun. Wir sehen also, dass die Muskeln durch ihre Verbindung mit dem Skelet gedehnt sind und sich vermöge ihrer Elasticität stets zu verkürzen streben. Wenn nun mehrere Muskeln an einem Knochen so befestigt sind, dass sie in entgegengesetzten Richtungen ziehen, so wird der Knochen eine Lage annehmen müssen, bei der die Zugkräfte aller Muskeln einander gleich sind, und alle diese Zugkräfte werden zusammenwirken, um die Gelenkenden mit einer gewissen Kraft gegeneinanderzupressen, was offenbar mit zur Festigkeit der Gelenkverbindungen beiträgt. Wenn aber jetzt einer dieser Muskeln sich zusammenzieht, so wird er den Knochen in seiner Zugrichtung in Bewegung setzen, dabei aber den in entgegengesetzter Richtung wirkenden Muskel ausdehnen, welcher vermöge seiner Elasticität der Zugwirkung des erstgenannten Muskels ein Hinderniss entgegensetzt und, sobald die Zusammenziehung desselben nachlässt, das Glied wieder in seine Anfangslage zurückführt. Diese durch die Elasticität der Muskeln bedingte Mittellage aller Glieder beobachten wir an Schlafenden, wenn alle activen Muskelthätigkeiten fehlen; wir sehen dann, dass die Glieder meist in einem geringen Grade gebeugt sind, sodass sie ganz stumpfe Winkel miteinander bilden.

Aber nicht alle Muskeln sind zwischen Knochen ausgespannt. Manche verlieren sich mit ihren Sehnen in weichen Gebilden, wie die Muskeln des Gesichts. Auch hier üben die verschiedenen Muskeln aufeinander eine, freilich geringe, gegenseitige Spannung aus und bewirken dadurch eine bestimmte Gleichgewichtslage der Weichtheile wie man am Gesicht an der Stellung

der Mundspalte sehen kann. Ist der Zug der symmetrisch angeordneten Muskeln nicht gleichmässig, dann stellt sich die Mundspalte schief. Dies geschieht z. B. wenn die Muskeln der einen Gesichtshälfte gelähmt sind, und man ersieht daraus, dass hier die elastische Spannung allein zu schwach ist, um die normale Lage zu erhalten.

Bei den an Knochen befestigten Muskeln ist aber die elastische Spannung meistens eine viel grössere, was natürlich auf ihre Wirkung bei der Zusammenziehung von Einfluss sein muss.

4. Wir haben bei unsern bisherigen Betrachtungen immer nur die eine Art von Muskelfasern berücksichtigt, welche wir im Eingange als die quergestreifte bezeichnet haben. Nun gibt es aber, wie wir gesehen haben, noch eine zweite Art, die sogenannten glatten Muskelfasern oder muskulösen Faserzellen. Es sind dies lange spindelförmige Zellen, deren spitze Enden häufig korkzieherartig gewunden sind, in der Mitte mit einem langen stäbchenförmigen Kern versehen. Sie bilden nicht so abgegrenzte Muskelmassen, wie die quergestreiften Muskelfasern, sondern kommen fast in allen Organen zerstreut oder zu mehr oder minder dicken Lagen oder Schichten angeordnet vor.* Sehr häufig bilden sie in regelmässiger Anordnung weit ausgedehnte Häute, besonders bei den röhrenförmigen Gebilden, den Blutgefässen, dem Darm u. s. w., deren Wände aus verschiedenen Schichten bestehen, von denen eine oder auch zwei aus solchen glatten Muskelfasern zusammengesetzt sind. Meistens sind letztere in diesen

* Ein Beispiel stärkerer Anhäufung glatter Muskelfasern bietet der Muskelmagen der Vögel, welcher, abgesehen von der äussern und innern häutigen Bekleidung, nur aus solchen Fasern besteht, die zu mächtigen Schichten zusammgehäuft sind.

Fällen in zwei Lagen angeordnet, von denen die eine aus ringförmig das Rohr umziehenden Fasern, die andere aus der Länge des Rohres nach angeordneten Fasern besteht. Wenn diese Muskelfasern sich verkürzen, so können sie daher die Röhren, an deren Wand sie sich befinden, sowol verengern als auch verkürzen. Von grosser Wichtigkeit ist dies bei den kleinern

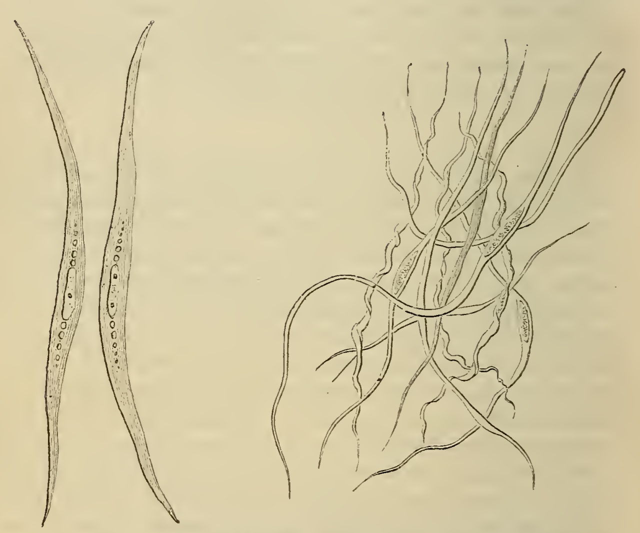


Fig. 25. Glatte Muskelfasern (dreihundertmal vergrössert).

Arterien, wo die ringförmig angeordneten glatten Muskelfasern die Gefässe stark verengern oder sie ganz verschliessen können und so zur Regelung des Blutstroms durch die Capillaren dienen. In andern Fällen, wie beim Darm, dienen sie dazu, den Inhalt der Röhren in Bewegung zu setzen. Es pflegt dann die Verkürzung dieser Muskelfasern nicht gleichzeitig in allen Stellen des Rohres aufzutreten, sondern indem sie an einer Stelle beginnend sich nach und nach auf immer

neue Strecken des Rohres fortpflanzt, wird der im Rohr enthaltene Inhalt langsam vorwärts geschoben. Es wirken dabei hauptsächlich die kreisförmig angeordneten Fasern, welche das Rohr an einer Stelle ganz verschliessen, während durch die Zusammenziehung der Längsfasern die Wand des Rohres über den Inhalt desselben zurückgezogen und so die Weiterbeförderung des Inhalts unterstützt wird. Man bezeichnet diese Art der Bewegung als peristaltische Bewegung. Sie kommt im ganzen Verdauungskanal von dem Schlunde an bis zu dessen Ende vor und bewirkt hier die Vorwärtsbewegung der Speisen und die schliessliche Austreibung des unverdauten Restes.

5. Man kann die peristaltische Bewegung sehr schön beobachten, wenn man die Schlundröhre eines Hundes blosslegt, und dem Thiere dann Wasser in den Mund bringt, sodass eine Schluckbewegung entsteht. Man sieht sie auch an blossgelegten Därmen oder an dem Harnleiter, wo jeder aus der Niere heraustretende Tropfen Harn eine Welle erregt, die sich von der Niere nach der Harnblase hin fortpflanzt. Man kann die Bewegungen auch künstlich hervorrufen, indem man den Darm, Harnleiter u. s. w. an einer Stelle mechanisch oder elektrisch reizt, oder auch durch Reizung der Nerven, welche diese Theile versorgen. Was zunächst auffällt, ist die Langsamkeit, mit welcher diese Bewegungen erfolgen. Nicht nur dauert es eine geraume, schon ohne alle künstlichen Hülfsmittel wahrnehmbare Zeit nach Anbringung des Reizes, ehe die Bewegung beginnt, sondern die an einer Stelle erregte Bewegung verläuft, auch wenn der Reiz ein plötzlicher, momentaner war, ganz allmählich, indem sie langsam bis zu einer gewissen Stärke ansteigt und dann allmählich wieder abnimmt. Durch diese Langsamkeit der Bewegungen unterscheiden sich die glatten Muskelfasern ganz wesentlich von den quergestreiften. Doch ist, wie wir ja wissen, dieser Unterschied kein prin-

cipieller, sondern nur ein gradweiser; denn auch beim quergestreiften Muskel haben wir ja ein Stadium der latenten Reizung, dann eine allmählich ansteigende und dann wieder abnehmende Verkürzung kennen gelernt. Nur ist, was bei dem quergestreiften Muskel auf einen geringen Bruchtheil einer Secunde sich zusammendrängt, bei den glatten Muskelfasern auf die Zeit mehrerer Secunden vertheilt. Es bedarf daher auch keiner künstlichen Hülfsmittel, um diese einzelnen Stadien zu unterscheiden. Weiter als bis zu dieser etwas oberflächlichen Kenntniss ist die Untersuchung der Thätigkeit der glatten Muskelfasern noch nicht gediehen. Es liegt besonders in der Schwierigkeit ihrer Isolirung und in dem schnellen Verlust ihrer Reizbarkeit, wenn sie abgetrennt werden, dass nur schwer Versuche mit ihnen angestellt werden können. Insbesondere ist es noch nicht aufgeklärt, wodurch die Uebertragung der an einer Stelle auftretenden Reizung auf andere Partien zu Stande kommt. Diese Uebertragung kommt bei den quergestreiften Muskelfasern niemals vor. Wenn man einen langen dünnen parallelfaserigen Muskel auf einer Glasplatte ausbreitet und dann eine ganz beschränkte Stelle desselben reizt, so pflanzt sich die Reizung in den unmittelbar getroffenen Muskelfasern der Länge nach fort. Es ist nicht möglich, eine quergestreifte Muskelfaser nur in einem Theil ihrer Länge zur Zusammenziehung zu bringen, wenigstens solange die Muskelfaser frisch ist. Bei absterbenden Muskelfasern kommen freilich solche locale Zusammenziehungen vor. Es bildet also jede einzelne Muskelfaser ein abgeschlossenes Ganzes, in welchem die an einem Theil erregte Zusammenziehung sich über die ganze Faser verbreitet. Man hat sogar die Geschwindigkeit dieser Ausbreitung in den Fasern gemessen. Da die quergestreifte Muskelfaser bei der Zusammenziehung zugleich dicker wird, so wird ein leichtes Hebelchen, welches man auf die Faser aufsetzt, etwas gehoben, und man kann diese Hebung auf der schnellbewegten Platte des Myogra-

phions aufzeichnen. Setzt man zwei solcher Hebelchen nahe den Enden eines langen Muskels auf, und reizt an dem einen Ende, so wird zuerst der zunächstliegende, erst später der entferntere Hebel gehoben und diesen Unterschied kann man auf der Myographionplatte ablesen und daraus die Geschwindigkeit der Fortpflanzung von dem einen Hebel bis zum andern berechnen. Aeby, welcher diese Versuche angestellt hat, fand eine Gechwindigkeit von 1 bis 2 Meter in der Secunde, d. h. die in einem Punkte der Muskelfaser erregte Zusammenziehung braucht, um einen Centimenter weit fortzuschreiten eine Zeit von etwa $^1/_{200}$ bis $^1/_{100}$ Secunde. Neuere Messungen von Bernstein und Hermann haben etwas grössere Werthe ergeben, nämlich 3 bis 4 Meter in der Secunde. Mit dem Absterben des Muskels wird die Fortpflanzung immer langsamer und hört zuletzt bei den Muskeln, welche der Todtenstarre schon ganz nahe sind, auf, sodass man bei der Reizung nur an der Stelle, welche unmittelbar gereizt worden ist, eine kleine Verdickung entstehen sieht, welche sich aber nicht mehr fortpflanzt. Unter allen Umständen aber bleibt die erregte Zusammenziehung nur in den Fasern, welche wirklich selbst gereizt worden sind, und die benachbarten Fasern bleiben vollkommen in Ruhe. Bei den glatten Muskelfasern aber sehen wir, dass die an einer Stelle erregten Zusammenziehungen sich auch auf die benachbarten Faserzellen fortpflanzen. Der durchgreifende Unterschied, welcher damit zwischen den glatten und den quergestreiften Muskeln erscheint, würde freilich fortfallen, wenn sich die Ansichten von Engelmann bestätigen, welche dieser durch seine Untersuchungen an dem Harnleiter gewonnen hat. Nach Engelmann besteht die Muskulatur des Harnleiters während des Lebens gar nicht aus einzelnen muskulösen Faserzellen, sondern bildet eine gleichartige zusammenhängende Masse, welche erst beim Absterben in einzelne spindelförmige Zellen sich abtheilt. Darf man diese Anschauung auch auf die glatte Muskulatur an-

derer Theile übertragen, so wäre also ein wirklicher Zusammenhang der ganzen Muskelhäute vorhanden, und die Fortpflanzung der Erregung wäre physiologisch erklärt.

6. In der Regel sind solche Theile, welche nur mit glatten Muskelfasern versehen sind, nicht willkürlich beweglich, während die quergestreiften Muskelfasern dem Willen unterworfen sind. Man hat daher die letztern auch als willkürliche, die erstern auch als unwillkürliche Muskeln bezeichnet. Eine Ausnahme macht jedoch das Herz, denn dieses besitzt quergestreifte Muskelfasern, der Wille hat aber unmittelbar gar keinen Einfluss auf dasselbe, sondern seine Bewegungen werden unabhängig vom Willen erregt und geregelt.* Uebrigens haben die Muskelfasern des Herzens noch das Eigenthümliche, dass sie kein Sarkolemma besitzen, sondern die nackten Muskelfasern berühren sich unmittelbar. Es ist dies insofern von Interesse, als auch unmittelbare Reizungen, welche man an einer Stelle des Herzens anbringt, sich auf sämmtliche Muskelfasern übertragen. Ausserdem sind die Muskelfasern des Herzens verzweigt, aber solche verzweigte Muskelfasern kommen auch an andern Stellen, z. B. in der Zunge des Frosches vor, wo sie baumförmig verästelt sind. Die glatten Muskelfasern, welche also dem Willen nicht unterworfen sind, werden entweder durch örtliche Reize, z. B. den Druck des in den Röhren enthaltenen Inhalts, oder auch durch das Nervensystem zu ihren Zusammenziehungen veranlasst. Die Zusammenziehungen der quergestreiften Muskelfasern kommen im natürlichen Laufe des organischen Lebens nur durch Einwirkung der Nerven zu Stande. Es wird daher nöthig sein, dass wir

---

* Auch im Darm der Schleie (*Tinca vulgaris*) kommen, abweichend von allen übrigen Wirbelthieren, quergestreifte Muskeln vor. Ob derselbe willkürliche Bewegungen macht, ist zweifelhaft, aber wol sehr unwahrscheinlich.

uns jetzt zur Betrachtung der Eigenschaften der Nerven wenden, und wir werden dann versuchen, die Art ihrer Einwirkung auf die Muskeln zu erklären.

Uebrigens ist zu bemerken, dass der Unterschied zwischen quergestreiften und glatten Muskelfasern kein absoluter ist, da es auch Uebergangsformen gibt, z. B. in den Muskeln der Muscheln. Diese bestehen aus Fasern, welche zum Theil Querstreifung und an diesen auch Doppelbrechung zeigen. Wahrscheinlich ist an diesen Stellen die Anordnung der Disdiaklasten eine regelmässige in grössern Gruppen, während sie an andern Stellen (und ebenso in den ganz glatten Muskelfasern) unregelmässig zerstreut und deshalb nicht wahrnehmbar sind.

SIEBENTES KAPITEL.

1. Nervenfasern und Nervenzellen; 2. Reizbarkeit der Nervenfasern; 3. Leitung der Erregung; 4. Isolirte Leitung; 5. Erregbarkeit; 6. Curve der Erregbarkeit; 7. Ermüdung und Erholung, Absterben.

1. Die Nerven kommen im thierischen Körper in zwei Formen vor, entweder als einzelne feine Stränge, die sich vielfach theilend den ganzen Körper durchziehen, oder in grössern Massen zusammengehäuft. Die letztern sind, wenigstens bei den höhern Thieren, in die knöchernen Kapseln des Schädels und der Wirbelsäule eingeschlossen, und werden als Nervencentren oder Centralorgane des Nervensystems bezeichnet, während die Nervenstränge von den Centren ausgehen und nach den entferntesten Theilen hinziehend den Namen des peripherischen Nervensystems führen. Die mikroskopische Untersuchung dieser peripherischen Nerven zeigt, dass sie Bündel ausserordentlich feiner Fasern sind, welche durch eine bindegewebige Hülle zu dickern Strängen zusammengehalten werden. Jede dieser Nervenfasern stellt sich bei einer Vergrösserung von 250—300, wenn man sie in frischem Zustande untersucht, als eine blassgelbe durchscheinende Faser dar, an welcher keine weitern Theile zu unterscheiden sind. Bald aber ändert sich das Aussehen der Faser; sie wird weniger durchsichtig, und es scheidet sich in ihr ein in der Achse gelegener Theil

von der äussern Umhüllung. Der innere Theil ist meistens platt, bandartig und zeigt bei stärkerer Vergrösserung eine ganz feine Strichelung der Länge nach, gleichsam als wäre er aus feinsten Fibrillen oder Fäserchen zusammengesetzt. Er führt den Namen Achsenband oder Achsencylinder. Der äussere Theil hat ein krümeliges Aussehen, quillt an den Schnittenden des Nerven in Tropfen, welche bald gerinnen, hervor und führt den Namen Markscheide. Die Markscheide umhüllt den Achsencylinder vollkommen; da sie aber im frischen ungeronnenen Zustande das Licht ganz auf gleiche Weise bricht wie der Achsencylinder, ist sie von diesem nicht zu unterscheiden und beide können erst nach der Gerinnung des Markes gesondert gesehen werden. Die Markscheide mit dem Achsencylinder sind dann noch in einer derben, elastischen Röhre eingeschlossen, die Neurilem oder Nervenscheide genannt wird.

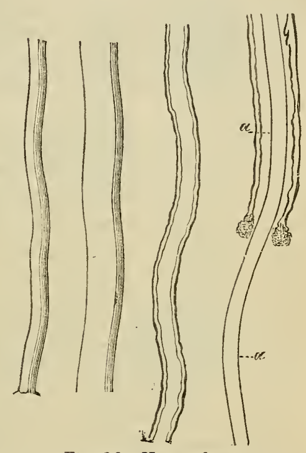


Fig. 26. Nervenfasern. *a a* der Achsencylinder, theilweise noch von der Markscheide umgeben.

Nicht alle peripherischen Nervenfasern besitzen diese drei Theile. Einige von ihnen haben keine Markscheide, und stellen daher Achsencylinder dar, welche direct von der Nervenscheide eingehüllt werden. Wo viele Nervenfasern zu einem Bündel vereinigt sind, sind diese marklosen Fasern mehr durchscheinend, grau, weshalb sie auch graue Nervenfasern genannt werden. Die markhaltigen Nervenfasern dagegen sehen mehr gelblichweiss aus. Verfolgt man die Nerven nach der Peripherie hin, so zweigen sich von dem gemeinschaft-

lichen Stamme immer mehr Fasern ab, sodass die Stämmchen und Zweige immer dünner werden. Zuletzt beobachtet man nur noch einzelne Fasern, welche aber noch in ihrem Aussehen den im Stamm enthaltenen ganz gleich sind. Häufig verlieren nun die markhaltigen Fasern ihre Markscheide und werden also den grauen Fasern ganz gleich. Zuweilen theilt sich dann der Achsencylinder selbst in feinere Theile, sodass die Nervenfaser, obgleich sehr dünn, in ihrer Ausbreitung einen grössern Bezirk umfasst. Manche Nervenfasern stehen an ihren Enden mit Muskeln, andere mit Drüsen, noch andere mit eigenthümlichen Endorganen in Verbindung.

Auch in den Centralorganen des Nervensystems begegnet man vielen Nervenfasern, welche in ihrem Aussehen sich von den peripherischen nicht unterscheiden. Wir haben hier Fasern mit Achsencylinder, Markscheide und Neurilem, solche ohne Markscheide, endlich aber auch solche, an denen auch kein Neurilem nachweisbar ist, und welche sich daher als nackte Achsencylinder bezeichnen lassen. Ausser diesen finden wir aber auch ganz feine Fasern, die weit dünner sind als der Achsencylinder. Was aber die Centralorgane des Nervensystems hauptsächlich kennzeichnet, ist das häufige Vorkommen eines zweiten Elementes, das zwar in den peripherischen Nerven nicht ganz fehlt, aber doch nur vereinzelt an einigen Stellen gefunden wird, während es in den Centralorganen einen bedeutenden Bruchtheil der ganzen Masse ausmacht. Es sind dies zellenartige Gebilde, welche man mit dem Namen **Nervenzellen** oder **Ganglienzellen**, oder auch **Ganglienkugeln** belegt. An einer jeden Ganglienzelle unterscheidet man den Zellkörper und einen innerhalb desselben gelegenen grossen Kern, in welchem häufig auch noch ein Kernkörperchen zu erkennen ist. Manche Ganglienzellen sind auch noch von einer Membran umgeben, welche zuweilen in das Neurilem von Nervenfasern übergeht, die mit der Zelle in Verbindung stehen. Der

Zellkörper ist fein granulirt, und aus einer protoplasmaartigen Masse gebildet, welche durch Erhitzung und andere Einwirkungen trüb und undurchsichtig wird, in frischem Zustande aber schwach durchscheinend zu sein pflegt. Die Form dieser Ganglienzellen kann sehr wechseln. Zuweilen erscheinen sie nahezu kugelig, in andern Fällen elliptisch, wieder andere sind unregelmässig mit vielen Ausläufern versehen. Die meisten Ganglienzellen haben einen oder mehrere Fortsätze; man findet zwar auch solche, die gar keine Fortsätze haben; doch ist es unzweifelhaft, dass diese blos Kunstproducte sind, deren Fortsätze bei der Präparation abgerissen wurden. Solche Ganglienzellen sind zuweilen in den Verlauf der Nervenfasern eingeschaltet, sodass die Fortsätze sich in nichts von andern Nervenfasern unterscheiden, wie es Fig. 27 zeigt. Bei den Ganglienzellen des Rückenmarkes, welche viele Fortsätze haben, sehen einige ganz wie der übrige Zellkörper aus, d. h. sie sind fein granulirt, und werden Protoplasmafortsätze genannt. Dagegen kann man fast an jeder Zelle einen Fortsatz unterscheiden, der von den übrigen sich im Aussehen vollkommen

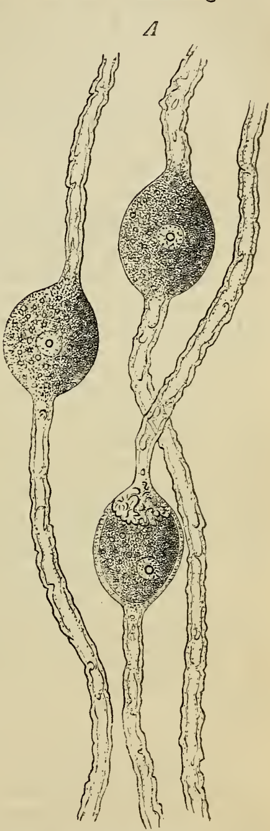


Fig. 27. Ganglienkugeln mit nervösen Fortsätzen.

unterscheidet. Die Protoplasmafortsätze verschmälern sich allmählich, theilen sich vielfach und die Fortsätze benachbarter Zellen hängen zum Theil miteinander zusammen. Der eine Fortsatz dagegen, welcher von den andern unterschieden ist, läuft eine Strecke weit als ein feiner cylindrischer Strang fort, dann wird er plötzlich dicker, umgibt sich mit einer Markscheide und hat nun vollkommen das Aussehen peripherischer markhaltiger Fasern. Es ist äusserst wahrscheinlich, wenn auch schwer ganz sicher nachzuweisen, dass eine solche Faser aus dem Rückenmark heraustretend unmittelbar zur peripherischen Nervenfaser wird, während die Protoplasmafortsätze im Innern des Centralorgans weiter verlaufend, zur Verbindung der Ganglienzellen untereinander dienen.

Das Nervensystem, dessen Elemente wir so in seinen groben Umrissen kennen gelernt haben, dient im Körper zur Vermittelung der Bewegungen und Empfindungen. Diese Eigenschaften kommen aber hauptsächlich den centralen Theilen desselben zu, in welchen sich Ganglienzellen vorfinden. Die peripherischen Nervenfasern dienen nur als Leitungsapparate, welche die Wirkungen von dem Centralorgan fort oder zu demselben hinleiten. Ehe wir zur Untersuchung der eigenthümlichen Wirkungen des centralen Nervensystems übergehen, wird es zweckmässig sein, sich mit diesen Leitungsbahnen zu beschäftigen und deren Eigenschaften kennen zu lernen.

2. Legen wir bei einem lebenden Thiere einen peripherischen Nerv bloss, und lassen auf denselben Reize einwirken, wie wir sie bei den Muskeln kennen gelernt haben, so sehen wir in der Regel zwei Wirkungen auftreten. Das Thier empfindet Schmerz und äussert diesen durch heftige Bewegungen oder Schreien, zugleich aber gerathen einzelne Muskeln in Zusammenziehung. Verfolgen wir den gereizten Nerv nach der Peripherie hin, so sehen wir, dass einzelne seiner Fasern sich mit

den Muskeln verbinden, welche gezuckt haben. Dass der Nerv nach der andern Seite hin mit dem Nervencentrum in Verbindung steht, wissen wir schon. Durchschneiden wir den Nerv zwischen der gereizten Stelle und dem Centrum, so tritt bei wiederholter Reizung die nämliche Muskelzuckung auf wie vorher, aber die Schmerzempfindung bleibt aus. Wenn wir dagegen den Nerv an einer mehr peripherisch gelegenen Stelle durchschneiden, so tritt jetzt bei der Reizung keine Muskelzuckung ein, wol aber Schmerzempfindung. Wir sehen also, dass die peripherischen Nerven an einer Stelle ihres Verlaufs gereizt, sowol am centralen wie am peripherischen Ende Wirkungen veranlassen können, vorausgesetzt, dass die Leitungsfähigkeit des Nerven nach der einen oder andern Richtung hin unversehrt erhalten ist. Dies setzt uns in den Stand die Wirkungen der Nerven auf die Muskeln genauer zu untersuchen, indem wir ein Stück des Nerven mit dem Muskel in unversehrtem Zusammenhang herauspräpariren, und dann den Nerv der weitern Untersuchung unterziehen.

Dass der Nerv reizbar ist in demselben Sinne, wie wir es vom Muskel kennen gelernt haben, hat sich aus diesen vorläufigen Versuchen schon ergeben. Aber während wir am Muskel die Wirkung der Reizung unmittelbar beobachten konnten, zeigt der Nerv zunächst gar keine Veränderung, weder in seiner Form noch in seinem Aussehen. Selbst mit den stärksten Vergrösserungen unserer Mikroskope können wir an demselben nichts entdecken und wir würden gar nicht wissen, ob er überhaupt reizbar sei, wenn nicht der an seinem Ende befindliche Muskel durch seine Zuckung verriethe, dass in dem Nerv etwas vorgegangen sein muss. Wir benutzen also den Muskel gleichsam als Reagens auf die Veränderungen des Nerven selbst. Solche Versuche können sowol an warmblütigen wie kaltblütigen Thieren angestellt werden. Da aber die Muskeln der Warmblüter schnell ihre Leistungsfähigkeit einbüssen, wenn sie dem Kreislaufe des Blutes entzogen sind, so bevor-

zugen wir auch für diese Versuche die Nerven und Muskeln des Frosches. Man kann die Unterschenkel des Frosches mit einem langen Stücke des Hüftnerven, welcher sehr leicht bis zu seinem Austritt aus der Wirbelsäule frei präparirt werden kann, am bequemsten zu diesem Zwecke verwenden. In manchen Fällen ist es vortheilhafter, nur den Wadenmuskel allein mit dem Hüftnerven zu gebrauchen; der Muskel wird dann in ähnlicher Weise, wie wir das früher gethan haben, befestigt und seine Verkürzung durch einen Hebel sichtbar gemacht.

Haben wir den Muskel so befestigt und kneipen nun seinen Nerven an irgendeinem Punkte seines Verlaufs mit der Pincette, so zuckt der Muskel. Dasselbe geschieht, wenn wir einen Faden um den Nerv schlingen und zuschnüren; ebenso wenn wir ein Stückchen des Nerven mit der Schere abschneiden. Das sind mechanische Reize, welche auf den Nerven wirken. Wir können aber auch den Nerv mit Säuren oder Alkalien betupfen, und werden Zuckungen sehen; das sind chemische Reizungen. Wir können ein Stückchen des Nerven erhitzen und ihn so thermisch reizen. In allen diesen Fällen wird der Nerv an der gereizten Stelle sofort, oder doch sehr bald, seine Reizbarkeit verlieren. Wenn wir aber den Nerven auf zwei Drähte legen, und mittels desselben einen elektrischen Strom durch eine Stelle des Nerven leiten, so können wir ihn oft hintereinander elektrisch reizen, ohne dass die Reizbarkeit sofort vernichtet wird. Wir sehen, dass er sich in dieser Beziehung ganz ähnlich verhält wie der Muskel selbst. Wenden wir einen constanten elektrischen Strom an, so bekommen wir meistens eine Zuckung bei der Schliessung und Oeffnung des Stromes, zuweilen auch eine dauernde Verkürzung, während der Strom durch den Nervenabschnitt fliesst. Wenden wir Inductionsschläge an, so gibt jeder einzelne Inductionsschlag eine Muskelzuckung, und wenn viele Inductionsschläge schnell hintereinander den Nerven treffen, verfällt der Muskel in Tetanus. Wir

wollen bei Inductionsschlägen stehen bleiben. Wir lassen diese durch eine Nervenstelle gehen, welche sich in einiger Entfernung von dem Muskel befindet. Jeder Inductionsschlag bewirkt eine Muskelzuckung. Schneiden wir nun mit einer Schere den Nerv zwischen der gereizten Stelle und dem Muskel durch, so hört jede Wirkung auf den Muskel auf. Es hilft nichts, wenn wir die Schnittflächen auch noch so sorgfältig miteinander in Berührung bringen. Sie verkleben und der Nerv scheint bei oberflächlicher Betrachtung unversehrt zu sein, aber durch die verletzte Stelle hindurch können die oberhalb angebrachten Reize nicht auf den Muskel wirken. Dasselbe würde eintreten, wenn wir den Nerv zwischen der gereizten Stelle und dem Muskel mit einem Faden umschlingen und fest zuschnüren würden. Wir können den Faden wieder entfernen, aber die gequetschte Stelle zeigt sich als ein unbedingtes Hinderniss für jede Wirkung auf den Muskel. Sowie wir aber die Leitungsdrähte verschieben, und eine andere Stelle, welche unterhalb des Schnittes oder der Quetschung gelegen ist, den reizenden Inductionsströmen aussetzen, tritt sofort die Wirkung wieder auf.

3. Was können wir aus diesen Versuchen schliessen? Entweder tritt der Nerv, wenn auch nur eine beschränkte Stelle desselben gereizt wird, sofort in seiner ganzen Ausdehnung bis zum Muskel hin in Thätigkeit, oder aber die Reizung wirkt zunächst nur auf die wirklich gereizte Stelle und die hier erregte Thätigkeit des Nerven pflanzt sich in den Fasern desselben fort, gelangt so zum Muskel und bewirkt in diesem die Zusammenziehung. Ist die letztere Anschauung richtig, so müssen wir ferner schliessen, dass jede Verletzung der Nervenfaser die Fortpflanzung der Thätigkeit in derselben hindert und wir können ferner aus dem Versuche mit dem unterbundenen Nerven ableiten, dass auch, wenn die Nervenscheiden gar nicht verletzt sind, die Quetschung des Nerveninhalts allein genügt, um jene

Fortpflanzung der Thätigkeit unmöglich zu machen. Es lässt sich nun nachweisen, dass diese letztere Auffassung des Sachverhalts in der That die richtige ist. Wir können nämlich die Zeit bestimmen, welche zwischen der Reizung des Nerven und dem Beginne der Muskelzuckung verfliesst. Wir benutzen dazu dieselben Methoden, welche wir schon beim Muskel angewandt

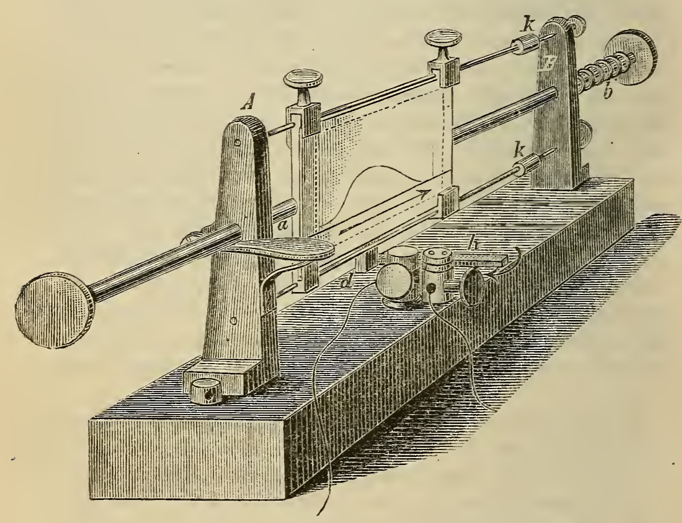


Fig. 28. Federmyographion von du Bois-Reymond.

haben. Wir können uns dazu der elektrischen Zeitmessung oder des in Fig. 17 abgebildeten Myographions bedienen. Da es aber im vorliegenden Falle nicht auf die Form der Muskelcurve, sondern nur auf ihren Anfangspunkt ankommt, so hat du Bois-Reymond dem Apparat eine einfachere Form gegeben, bei welcher die Zeichnung auf einer ebenen Platte geschieht, die durch Federkraft fortgeschnellt wird. Fig. 28 stellt den Apparat dar. Er ruht auf einer starken guss-

eisernen Schiene, auf der zwei kräftige Winkelstücke oder Ständer aus Messing *A* und *B* sich erheben. Ein leichter Messingrahmen nimmt die 160 mm. lange, 50 mm. breite Zeichenplatte aus polirtem Spiegelglas auf. Der Rahmen läuft mit möglichst wenig Reibung an zwei zwischen den Ständern parallel ausgespannten Stahldrähten. Der Abstand der Ständer ist gleich der doppelten Länge des Rahmens, sodass die Platte dem Zeichenstift in ihrer ganzen Länge vorübergeht, wenn der Rahmen von Ständer zu Ständer verschoben wird. An den kurzen Seiten des Rahmens sind runde Stahlstäbe eingeschraubt, welche die von ihm zu durchlaufende Bahn etwas an Länge übertreffen und mit möglichst wenig Reibung durch Löcher in den Ständern *A* und *B* gehen. Das Ende *b* des einen dieser Stäbe ist mit einer stählernen Sprungfeder umgeben. Indem man sie zwischen dem Ständer *B* und einem Knopf am Ende des Stabes zusammendrückt, und so den Rahmen mit den Stäben von *B* nach *A*, dem Pfeil auf der Zeichenplatte entgegen, hintreibt, kommt ein Punkt, wo der am Ständer *A* sichtbare nach oben federnde „Abzug" in einen entsprechenden Kerb des Stabes bei *a* eingreift und die Wiederausdehnung der Feder verhindert. Sie bleibt also gespannt, bis ein Druck auf den Abzug den Rahmen befreit, der nun mit einer von der Kraft der Feder u. s. w. abhängigen Geschwindigkeit den Drähten entlang in der Richtung von *A* nach *B*, wie es der Pfeil anzeigt, hinfliegt.

Um nun auf dieser Platte die Muskelzuckung aufzuzeichnen, befindet sich neben derselben ein Hebel mit einem Zeichenstift, wie wir ihn schon oben zur Aufzeichnung der Muskelhubhöhen und der elastischen Dehnungen benutzt haben (Siehe Fig. 8, S. 25). In der Fig. 28 ist dieser Theil fortgelassen, um die Platte deutlicher sichtbar zu machen. Die Geschwindigkeit, mit welcher die Platte von *A* nach *B* hinfliegt, wächst anfänglich bis zu dem Punkte, wo die Sprungfeder ihre Ruhelage überschreitet. In der diesem Punkte ent-

sprechenden Lage des Rahmens schlägt ein an dessen unterm Rande befindlicher Daumen *d* einen Hebel *h* fort und öffnet dadurch den Hauptstrom eines Inductoriums, wodurch in der secundären Rolle desselben ein Inductionsstrom entsteht, welcher durch den Muskel fliesst und ihn reizt. Auf diese Weise ist bewirkt, dass der Muskel genau in dem Augenblick gereizt wird, wo die Glasplatte eine bestimmte Lage zu dem Zeichenstifte des Hebels einnimmt. Wenn wir die Glasplatte zuerst nach *A* schieben und dann langsam in der Richtung nach *B* hin vorschieben bis der Daumen *d* eben den Hebel berührt, wenn wir dann eine Zuckung des Muskels bewirken, so zeichnet der durch die Zuckung gehobene Zeichenstift einen verticalen Strich, dessen Höhe die Hubhöhe des Muskels angibt. Bringen wir nun die Glasplatte wieder nach *A* zurück, und lassen sie dann durch einen Druck auf den Abzug plötzlich mit grosser Geschwindigkeit nach *B* hin fliegen, so wird genau bei derselben Stellung der Glasplatte, wenn der Zeichenstift eben an jenem erst gezeichneten verticalen Strich steht, die Muskelreizung erfolgen. Die dadurch ausgelöste Muskelzuckung wird aber jetzt auf der schnell bewegten Glasplatte aufgezeichnet und wir erhalten statt des einfachen verticalen Strichs eine krumme Linie. Die Entfernung des Anfangspunktes von dem verticalen Strich ist der Ausdruck der latenten Reizung.

Wenn wir, statt den Muskel selbst zu reizen, eine Stelle des Nerven der Reizung aussetzen, so zeichnet der Muskel gleichfalls auf der schnell bewegten Platte des Myographions seine Zuckungscurve auf. Verfahren wir nun so, dass wir unmittelbar hintereinander zwei Zuckungscurven zeichnen lassen, aber mit dem Unterschiede, dass der Nerv das eine mal an einer nahe dem Muskel gelegenen Stelle, das andere mal an einer weit entfernten Stelle gereizt wird, so erhalten wir auf der Platte des Myographions zwei Curven, welche sich ganz gleich sehen, aber sich doch nicht decken. Sie sind vielmehr in allen Theilen etwas gegeneinander ver-

schoben, wie dies Fig. 29 darstellt.* Hier ist *abc* die zuerst bei Reizung der nahe gelegenen Nervenstrecke gezeichnete Curve; sie ist, um sie von der andern unterscheiden zu können, mit kleinen Häkchen bezeichnet worden; *a′b′c′* stellt die unmittelbar hinterher gezeichnete Curve dar, welche aber durch Reizung einer vom Muskel entfernten Nervenstrecke erhalten wurde. Wie man sieht, ist die zweite Curve gegen die erste verschoben; sie beginnt in grösserer Entfernung von dem Moment der Reizung, welcher durch den verticalen Strich bei *o* angedeutet wird; es ist also eine längere Zeit verflossen vom Moment der Reizung bis zum Beginn der letztern Muskelzuckung, als dies bei der

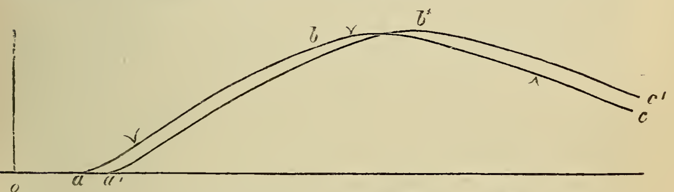


Fig. 29. Fortpflanzung der Erregung im Nerven.

erstern der Fall war, und dieser Unterschied kann offenbar nur davon herrühren, dass im letztern Falle die Erregung im Nerven eine längere Strecke zu durchlaufen hatte, sodass sie später im Muskel ankam und deshalb der Muskel später zu zucken begann.

Wir können diese Zeit messen, wenn wir die Geschwindigkeit, mit welcher die Platte sich bewegte, kennen, oder wenn wir zugleich mit den Muskelzuckungen die Schwingungen einer Stimmgabel auf der Platte aufzeichnen lassen. Aus dieser Zeit und dem bekannten Abstande der beiden gereizten Stellen des Nerven

* Die Curven der Fig. 29 sind bei grösserer Bewegungsgeschwindigkeit der Glasplatte gezeichnet, weshalb sie gestreckter aussehen als die in Fig. 18 dargestellte.

voneinander berechnet sich die Geschwindigkeit, mit welcher sich die Erregung im Nerven fortpflanzt. Helmholtz hat dieselbe nach seinen Versuchen am Froschnerven zu ungefähr 24 Mt. in der Secunde berechnet. Sie ist übrigens keine ganz constante, sondern verändert sich mit der Temperatur, ist grösser bei höhern und kleiner bei niedern Temperaturen. Man hat dieselbe auch beim Menschen bestimmt. Wenn man auf die unversehrte Haut des Menschen die Drähte des Inductoriums aufsetzt, so kann man, da die Haut kein Isolator ist, die darunter liegenden Nerven erregen, besonders wenn dieselben oberflächlich gelagert sind. Reizt man auf diese Weise einen und denselben Nerven an zwei Stellen seines Verlaufs, so hat man ganz gleiche Verhältnisse, wie wir sie eben beim Froschnerven geschildert haben. Um den Beginn der Muskelzuckung am unversehrten menschlichen Muskel zu bestimmen, setzt man auf den Muskel einen leichten Hebel auf, welcher durch die Verdickung des Muskels gehoben wird. Auf diese Weise sind an den Daumenmuskeln Versuche von Helmholtz angestellt worden. Der zugehörige Nerv (*nervus medianus*) kann in der Nähe des Handgelenkes und in der Nähe der Ellenbeuge gereizt werden. Aus dem dabei auftretenden Zeitunterschied und der Entfernung der beiden gereizten Stellen ergab sich eine Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Erregung von 30 Mt. in der Secunde. Die höhere Ziffer im Vergleich zum Froschnerven erklärt sich aus der höhern Temperatur der menschlichen Nerven. In der That wurde die Fortpflanzungsgeschwindigkeit bedeutend herabgesetzt, wenn der Arm durch aufgelegte Eisbeutel stark abgekühlt war.

Obige Berechnung der Fortpflanzungsgeschwindigkeit ist unter der Voraussetzung gemacht worden, dass die Fortpflanzungsgeschwindigkeit eine gleichförmige sei. Dies ist aber durch nichts bewiesen. Es ist vielmehr wahrscheinlich, dass die Fortpflanzung anfangs mit grösserer, dann mit geringerer Geschwindigkeit geschehe.

Man kann dies aus einem Versuche schliessen, welcher von H. Munk herrührt. Wenn man an einen langen Nerven drei Paar Drähte anlegt; das eine sehr dicht am Muskel, das zweite in der Mitte und das dritte ganz oben, und dann nacheinander drei Curven auf der Myographionplatte zeichnen lässt durch Reizung dieser drei Stellen, so sind die drei Curven nicht gleich weit gegeneinander verschoben, vielmehr stehen die erste und zweite einander sehr nahe, während die dritte weit von den beiden ersten entfernt ist. Es hat also die Erregung, um die doppelt so lange Strecke von dem obern Ende bis zum untern zu durchlaufen, mehr als die doppelte Zeit gebraucht, wie zur Durchlaufung der halben Strecke von der Mitte des Nerven bis zum untern Ende. Die einfachste Deutung, welche man von diesem Verhalten machen kann, ist die, dass die Erregung bei ihrer Fortpflanzung allmählich verzögert wird, ähnlich wie eine Billardkugel anfangs mit grosser und dann allmählich abnehmender Geschwindigkeit sich bewegt. Bei der Billardkugel ist diese Verzögerung durch die Reibung auf der Unterlage bedingt. Man kann daraus schliessen, dass auch im Nerven ein Widerstand der Leitung bestehe, welcher die Fortpflanzungsgeschwindigkeit allmählich verzögert. Ein solcher Widerstand der Leitung ist auch aus andern Gründen wahrscheinlich, auf welche wir später zurückkommen werden.

4. Wenn man den Nervenstamm mit elektrischen Schlägen reizt, so werden stets alle seine Fasern gleichzeitig erregt. Verfolgt man den Hüftnerven nach oben bis zu seinem Austritt aus der Wirbelsäule, so sieht man, dass er sich dort aus vier getrennten Zweigen, den sogenannten Wurzeln des Hüftgeflechtes zusammensetzt. Man kann nun diese Würzelchen einzeln reizen, und sieht dabei Zuckungen auftreten, aber die Zuckungen betreffen niemals das ganze Bein, sondern stets nur einzelne Muskeln, und zwar verschiedene je nach der Reizung der einzelnen Wurzeln. Da nun die Fa-

sern, welche in den Wurzeln enthalten sind, später in dem Hüftnerven zusammen in einer Hülle verlaufen, so folgt aus dem eben beschriebenen Versuch, dass trotzdem die Reizung in den einzelnen Fasern isolirt bleibt und sich nicht auf die benachbarten Fasern überträgt. Dieser Satz ist ganz allgemein für alle peripherischen Nerven gültig. Ueberall, wo man Fasern isolirt reizen kann, bleibt die Reizung in diesen Fasern und überträgt sich nicht auf benachbarte. Wir werden später sehen, dass solche Uebertragungen von einer Faser zur andern innerhalb der Centralorgane des Nervensystems vorkommen. Aber in diesen Fällen kann man es wahrscheinlich machen, dass die Fasern nicht nur nebeneinander liegen, sondern in irgendeiner Weise durch ihre Ausläufer zusammenhängen. In den peripherischen Nervenfasern bleibt die Reizung stets isolirt. Sie verhalten sich ähnlich wie elektrische Leitungsdrähte, welche mit isolirenden Hüllen umgeben sind. Man kann in der That einen solchen Nerven mit einem Bündel von Telegraphendrähten, welche durch Guttapercha oder eine andere Substanz vor der directen Berührung untereinander geschützt sind, vergleichen. Aber dieser Vergleich ist nur ein äusserlicher. Wir finden nirgends an der Nervenfaser wirklich elektrisch isolirende Hüllen; alle ihre Theile leiten die Elektricität. Wenn wir dennoch später sehen werden, dass im Innern des Nerven elektrische Vorgänge stattfinden, und dass diese in bestimmten Beziehungen zur Thätigkeit des Nerven stehen, so müssen wir annehmen, dass die Isolirung beim Nerven auf andere Weise zu Stande kommt als bei jenen Telegraphendrähten. Wir können an dieser Stelle den Gegenstand nicht weiter verfolgen, sondern müssen die Thatsache der isolirten Leitung als solche hinnehmen, und die Erklärung einer spätern Stelle vorbehalten.

5. Wenn wir den Nerven mit den Strömen des Inductoriums reizen, so sehen wir je nach der Stärke der

Inductionsströme bald schwache, bald starke Zuckungen im Muskel auftreten. Nicht alle Nerven sind in dieser Beziehung gleich, ja die Theile eines und desselben Nerven sind oft sehr verschieden. Wir müssen deshalb annehmen, dass die Nerven in verschiedenem Grade empfänglich gegen den Reiz sind. Wir bezeichnen dies als die Erregbarkeit des Nerven, indem wir damit die mehr oder minder grosse Leichtigkeit, durch äussere Reize in Thätigkeit versetzt zu werden, ausdrücken. Um die Erregbarkeit eines Nerven oder einer bestimmten Nervenstelle zu messen, können wir zwei Wege einschlagen, entweder wir benutzen stets einen und denselben Reiz und beurtheilen die Erregbarkeit nach der Stärke der durch diesen Reiz hervorgerufenen Muskelzuckung, oder wir verändern den Reiz so lange, bis er gerade eine Muskelzuckung von bestimmter Stärke hervorruft. Im erstern Falle wird die Erregbarkeit offenbar um so höher geschätzt werden müssen, je stärker die durch den Reiz bewirkte Muskelzuckung ist. Im letztern Falle nennen wir die Erregbarkeit um so grösser, je schwächer der Reiz sein kann, welcher die Zuckung von bestimmter Stärke hervorruft. Jede dieser Methoden hat in ihrer praktischen Anwendung Vorzüge und Nachtheile. Die erstere ist im Stande sehr geringe Veränderungen der Erregbarkeit deutlich sichtbar zu machen, aber sie kann dies nur innerhalb enger Grenzen; denn wenn die Erregbarkeit sinkt, so wird für einen bestimmten Reiz bald eine Grenze eintreten, bei welcher überhaupt keine Zuckung mehr erfolgt, und wenn die Erregbarkeit steigt, so wird der Muskel zum Maximum seiner Contraction kommen, über welches hinaus er sich nicht zusammenzuziehen vermag. Veränderungen unter und über diesen beiden Grenzpunkten werden also, solange der Reiz constant bleibt, sich der Beobachtung entziehen. Die andere Methode wird praktisch am besten so ausgeführt, dass man diejenige Stärke des Reizes aufsucht, welche gerade ausreicht, eine eben merkliche Zusammenziehung des Mus-

8*

kels zu bewirken. Sie setzt voraus, dass wir ein Mittel besitzen, die Stärke des Reizes nach Belieben abzustufen. Wenden wir Inductionsströme zur Reizung an, so kann diese Abstufung mit grosser Schärfe geschehen durch Aenderung des Abstandes der secundären von der primären Rolle des Inductoriums. Im dem in Fig. 13, S. 35 dargestellten Schlitteninductorium von du Bois-Reymond ist deshalb die secundäre Rolle auf einem Schlitten befestigt, der sich in einer langen Bahn verschieben lässt. Wir benutzen diese Einrichtung in der Weise, dass wir unmittelbar die Entfernung der secundären Rolle von der primären aufsuchen, bei welcher eben merkbare Muskelcontraction erfolgt, und dass wir diese Entfernung, welche auf einem in Millimeter abgetheilten Maassstabe abgelesen werden kann, als Maassstab für die Erregbarkeit ansehen.*

6. Wenn wir einen eben präparirten möglichst frischen Nerven auf eine Reihe von Drahtpaaren legen und nacheinander in der eben beschriebenen Weise die Erregbarkeit für die verschiedenen Stellen des Nerven bestimmen, so finden wir in der Regel, dass die Erregbarkeit in den obern Partien des Nerven grösser ist als in den untern. Das Verhalten ist kein ganz regelmässiges. Zuweilen findet man in der Mitte des Nerven eine Stelle, welche weniger reizbar ist als die nächst obern und untern. Sehr häufig findet sich die grösste Erregbarkeit nicht unmittelbar am abgeschnittenen Ende, sondern in einiger Entfernung davon, sodass sie, wenn wir nach unten fortschreiten, erst grösser wird, und dann weiter unten wieder abnimmt. Beobachten wir einen solchen Nerven einige Zeit, indem wir immer von 5 zu 5 Minuten die Erregbarkeit an den verschiedenen Stellen bestimmen, so sehen wir, dass sie sich besonders am obern Ende bald ändert. Sie nimmt ab und erlischt innerhalb einiger Zeit ganz, sodass dann

* S. Anmerkungen und Zusätze Nr. 3.

von diesen obersten Theilen aus selbst mit den stärksten Strömen keine Muskelzuckungen mehr zu erlangen sind. Wir sagen dann, der Nerv sei an den obern Partien abgestorben, und dieses Absterben schreitet nach und nach im Nerven nach unten fort, sodass schliesslich nur noch von den dem Muskel allernächst gelegenen Theilen, und wenn wir länger warten, auch von diesen nicht mehr Zuckungen zu erhalten sind. Wenn der ganze Nerv abgestorben ist, so kann man durch unmittelbare Reizung des Muskels stets noch längere Zeit Zuckungen hervorrufen. Meistens stirbt der Muskel sehr viel später ab als der Nerv. Trotzdem ist auch am ganz frischen Nerv-Muskelpräparate der Muskel immer viel weniger erregbar als sein Nerv, und es bedarf sehr viel stärkerer Reize, um den Muskel unmittelbar zu erregen als mittelbar vom Nerven aus. Bei allen diesen Versuchen muss übrigens der Nerv sorgfältig vor Vertrocknung geschützt werden, weil sonst seine Erregbarkeit sehr schnell und in unregelmässiger Weise vernichtet wird.

Wir haben gesehen, dass der Nerv allmählich von oben nach unten hin abstirbt. Aber dieses Absterben besteht durchaus nicht in einem einfachen Absenken der Erregbarkeit von dem ursprünglichen Werthe bis zu vollständigem Erlöschen. Wenn wir eine nicht zu nahe dem abgeschnittenen Ende gelegene Stelle von Zeit zu Zeit auf ihre Erregbarkeit prüfen, so finden wir, dass die Erregbarkeit zuerst ansteigt, ein Maximum erreicht, auf diesem eine Zeit lang verweilt, und dann erst allmählich absinkend ganz erlischt. Je weiter die untersuchte Stelle von dem Querschnitt des Nerven entfernt ist, desto langsamer erfolgen alle diese Veränderungen; aber im wesentlichen sind sie überall gleich in ihrem Verlauf. Man kann dies so deuten, dass die obern Stellen des Nerven, welche unmittelbar nach der Präparation die höchste Erregbarkeit zu zeigen pflegen, eigentlich schon verändert sind. Wir müssen eben annehmen, dass diese Veränderungen ganz

nahe dem Querschnitt sehr schnell verlaufen, sodass wir diese Stellen schon in dem Zustand zur Untersuchung bekommen, welcher bei den tiefern Stellen erst später eintritt, nämlich dem der gesteigerten Erregbarkeit. Diese Auffassung wird bestätigt durch folgenden Versuch: Wenn man an einer tiefern Stelle des Nerven die Erregbarkeit bestimmt, und dann oberhalb derselben den Nerv durchschneidet, so wächst die Erregbarkeit an der geprüften Stelle, und zwar um so schneller, je näher ihr der Schnitt angelegt worden ist. Wir können also jede tiefere Stelle künstlich unter dieselben Bedingungen bringen, unter denen für gewöhnlich nur die obern Theile des Nerven sich befinden, nämlich, dass sie nahe dem Querschnitt sind. Wir können uns also diese Veränderung der Erregbarkeit so vorstellen, dass von dem angelegten Querschnitt aus ein Einfluss sich geltend macht, welcher die Erregbarkeit des Nerven erst erhöht, dann verkleinert und schliesslich ganz vernichtet. Ist diese Anschauung richtig, so müssen wir vermuthen, dass auch die hohe Erregbarkeit eines frisch präparirten Nerven nur Folge des angelegten Querschnitts ist. Dem ist aber nicht ganz so. Wir können bei einem lebenden Frosch den Nerven mitsammt seinem Muskel frei präpariren bis zur Wirbelsäule hin, aber ohne ihn vom Rückenmark abzutrennen. Wenn wir einen solchen Nerven an seinen verschiedenen Stellen reizen, so finden wir zwar geringe, aber doch merkliche Unterschiede der Erregbarkeit, und stets sind die obern Partien erregbarer als die tiefern. Wir können auch, wie wir schon oben gesehen haben, die unversehrten Nerven des Menschen an verschiedenen Stellen ihres Verlaufes reizen, und auch hier finden wir ausnahmslos, dass die Reizung leichter von den obern als von den untern Partien möglich ist.

Pflüger, welcher zuerst auf die Unterschiede der Erregbarkeit an den verschiedenen Stellen des Nerven aufmerksam gemacht hat, glaubte diese Thatsache so deuten zu können, dass die an einer Stelle des Nerven ausgeführte

Reizung, indem sie sich durch den Nerven fortpflanzt, allmählich an Stärke gewinne; er nannte dies das lavinenartige Anschwellen der Erregung im Nerven. Dieser Deutung scheint die von uns schon erwähnte Thatsache über den Einfluss der Durchschneidung zu widersprechen, denn in diesen Fällen sehen wir, dass die Reizung verstärkt wird durch das Abschneiden einer oberhalb gelegenen Strecke, obgleich dadurch die Länge der von der Reizung durchlaufenen Nervenstrecke ungeändert bleibt. Wir müssen also jedenfalls zugeben, dass an einer und derselben Stelle des Nerven die Erregbarkeit verschiedene Werthe haben kann, und deswegen ist es einfacher anzunehmen, dass auch die verschiedenen Erfolge bei Reizung verschiedener Nervenstellen unmittelbar auf Unterschieden in der Erregbarkeit dieser Stellen, und nicht erst auf Veränderungen, welche durch die Fortleitung bedingt sind, beruhen; ja wir können sogar, wie schon oben angedeutet wurde, aus verschiedenen Gründen wahrscheinlich machen, dass die Erregung, indem sie sich durch den Nerven fortpflanzt, in demselben einen Widerstand findet und also nicht verstärkt, sondern vielmehr geschwächt werden muss. Warum nun aber die Erregbarkeit in den einzelnen Theilen eines und desselben Nerven verschieden ist, das können wir nicht erklären. Solange wir über die innere Mechanik der Nervenerregung noch im Dunkeln sind, müssen wir uns begnügen, die Thatsachen zu sammeln und auf den Zusammenhang der einzelnen, soweit es geht, aufmerksam zu machen, auf eine vollständige Erklärung derselben aber müssen wir verzichten.*

7. Wie beim Muskel können wir auch beim Nerven die Thatsache der Ermüdung und Erholung nachweisen. Wenn man eine und dieselbe Nervenstelle oft hintereinander reizt, so werden die Wirkungen nach einiger

* S. Anmerkungen und Zusätze Nr. 4.

Zeit schwächer und bleiben zuletzt ganz aus. Lassen wir den Nerven dann für einige Zeit in Ruhe, so können wir von derselben Stelle aus wieder von neuem Zuckungen bewirken. Ob dieser Ermüdung und Erholung chemische Veränderungen im Nerven entsprechen, ist unbekannt. Ueberhanpt wissen wir über die chemischen Vorgänge im Nerven so gut wie nichts. Einige Forscher behaupten, dass auch im Nerven, ähnlich wie im Muskel, bei der Thätigkeit eine Säure frei werde; doch wird dies von andern bestritten. Auch eine Wärmebildung im Nerven bei der Thätigkeit ist behauptet worden, aber sie ist gleichfalls zweifelhaft. Wenn überhaupt im Nerven chemische Processe vorgehen, so sind sie äusserst schwach und mit unsern jetzigen Hülfsmitteln nicht sicher nachweisbar. Da im Nerven wahrscheinlich Bewegungen der kleinsten Theilchen (Moleküle) stattfinden, die Gestalt desselben äusserlich aber ungeändert bleibt, und deshalb keine nennenswerthe mechanische Arbeit geleistet wird, so ist leicht erklärlich, weshalb diese Processe mit ausserordentlich schwachen Veränderungen seiner Bestandtheile bestritten werden können.

Die Geschwindigkeit des Absterbens und der damit verbundenen Veränderungen der Erregbarkeit ist abgesehen von der Länge des Nerven, hauptsächlich von der Temperatur abhängig. Je höher dieselbe ist, desto schneller stirbt der Nerv ab. Bei einer Temperatur von 44° C. schon in 10—15 Minuten, bei 75° C. in wenigen Secunden; bei mittlerer Zimmertemperatur können die untern Enden eines lang herauspräparirten Hüftnerven 24 Stunden und länger erregbar bleiben. Austrocknung erhöht zuerst die Erregbarkeit, setzt sie dann aber schnell herab. Chemische Agentien, wie Säuren, Alkalien, Salze u. dgl. vernichten die Erregbarkeit um so schneller, je concentrirter sie sind. In destillirtem Wasser quillt der Nerv auf und wird schnell unerregbar. Deshalb gibt es für Salzlösungen gewisse Concentrationen, in welchen der Nerv länger

erregbar bleibt als in verdünntern und stärkern Lösungen. Kochsalzlösung von 0,6 bis 1,0 Proc. z. B. ist fast unwirksam und erhält die Erregbarkeit eines eingetauchten Nerven etwa ebenso lange wie feuchte Luft. Auch reines, nicht saures Olivenöl kann als unschädlich angesehen werden. Man benutzt daher dasselbe, wenn man den Einfluss verschiedener Temperaturen auf den Nerven untersuchen will.

ACHTES KAPITEL.

1. Elektrotonus; 2. Modificationen der Erregbarkeit; 3. Gesetz der Zuckungen; 4. Zusammenhang zwischen Elektrotonus und Erregung; 5. Leitung der Erregung im Elektrotonus; 6. Erklärung des Zuckungsgesetzes; 7. Allgemeines Gesetz der Nervenerregung.

Wir haben schon die Bemerkung gemacht, dass ein constanter elektrischer Strom, welcher durch den Nerven geleitet wird, denselben zu erregen vermag, dass aber diese erregende Wirkung vorzugsweise im Moment der Schliessung und Oeffnung des Stromes, weniger während der Dauer desselben auftritt. Es war daher für unsere bisherigen Zwecke, den Vorgang der Erregung des Nerven zu studiren, vortheilhafter, sich der Inductionsströme zu bedienen, bei denen wegen ihrer kurzen Zeitdauer Schliessung und Oeffnung, Beginn und Ende gleichsam unmittelbar aneinander gedrängt sind. Ohne uns nun genauer auf die später zu erörternde Frage einzulassen, warum die erregende Wirkung des Stromes während seiner gleichmässigen Dauer geringer ist als bei der Schliessung und Oeffnung, wollen wir jetzt untersuchen, ob die elektrischen Ströme, welche durch den Nerven geleitet werden, nicht noch in anderer Weise, abgesehen von der erregenden Wirkung, auf den Nerven einwirken können.

Stellen wir uns vor, wir leiten durch einen Nerven einen solchen Strom, sei es durch den ganzen Nerven

oder durch einen Theil desselben. Im Moment der Schliessung dieses Stromes im Nerven zuckt der zugehörige Muskel und beweist dadurch, dass in dem Nerven etwas vorgegangen ist, was wir eben mit dem Namen „Erregung" bezeichnet haben. Aber jetzt, während der Strom dauernd durch den Nerven fliesst, ist der Muskel vollkommen ruhig, und auch am Nerven ist scheinbar alles unverändert. Dennoch lässt sich leicht nachweisen, dass der elektrische Strom im Nerven eine durchgreifende Veränderung hervorgebracht hat und zwar nicht nur in dem Theile des Nerven, durch welchen der Strom fliesst, sondern auch in den angrenzenden, oberhalb und unterhalb des elektrischen Stromes gelegenen Nervenstrecken. Dieser Nachweis ist um so wichtiger, als er uns Beziehungen zwischen den im Nerven waltenden Kräften und den elektrischen Strömungsvorgängen aufdeckt, welche für das Verständniss der Nerventhätigkeit von grosser Bedeutung geworden sind.

Auf dem Punkt, bis zu welchem unsere Kenntniss des Nerven jetzt angelangt ist, können wir noch nicht alle Veränderungen verstehen, welche im Nerven unter der Einwirkung elektrischer Ströme vorgehen. Wir können vielmehr vorerst nur eine Art derselben allein besprechen, nämlich die Veränderungen der Erregbarkeit. Die Fähigkeit des Nerven, durch Reize in den thätigen Zustand versetzt zu werden, ist die einzige, bisher von uns studirte seiner Lebensäusserungen. Nach dem, was wir im vorigen Kapitel gelernt haben, ist diese quantitativ bestimmbar. Der Versuch lehrt nun, dass die Erregbarkeit durch elektrische Ströme verändert werden kann. Wenn man einen kleinen Theil eines Nerven in der Art über zwei Drähte legt, dass man einen elektrischen Strom durch diesen Theil leiten kann, so zeigt sich, dass nicht blos in dieser vom Strome durchflossenen Strecke, sondern auch ausserhalb derselben der Nerv in seiner Erregbarkeit Veränderungen erleidet. Um diese zu studiren denken wir uns

an den Nerven *nn'* (Fig. 30) mehrere Paare von Drähten angelegt; durch eins dieser Drahtpaare *cd* leiten wir einen constanten Strom; mit Hülfe einer geeigneten Vorrichtung können wir den Strom stärker oder schwächer machen und mittels eines Schlüssels bei *s* schliessen und unterbrechen. Durch eine andere Strecke, z. B. *ab*, leiten wir die Ströme des Schlitteninductoriums, und suchen diejenige Stellung der secundären Rolle auf, bei welcher der Muskel mässig starke, deutliche Zuckungen zeigt. Wir wollen nun untersuchen, welche

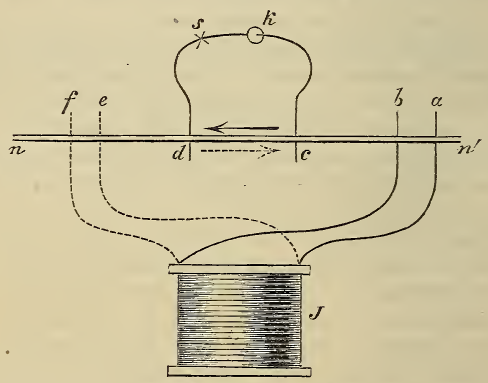


Fig. 30. Elektrotonus.

Aenderung in diesen Zuckungen vorgeht, wenn der Strom in der Strecke *c d* abwechselnd geschlossen und unterbrochen wird. Es zeigt sich, dass diese Veränderungen abhängen von der Richtung des Stromes im Nerven. Leiten wir den Strom in der Richtung von *c* nach *d*, so wird die Wirkung des constant gebliebenen Reizes in der Strecke *ab* geschwächt, sobald wir den Strom schliessen, und erlangt wieder ihre frühere Stärke, sobald wir den Strom unterbrechen. In diesem Falle wurde also durch den Einfluss des in der Strecke *cd* fliessenden constanten Stromes die Erregbarkeit in

der benachbarten Strecke *ab* herabgesetzt oder vermindert. Kehren wir aber den constanten Strom um, sodass er von *d* nach *c* fliesst, so sehen wir umgekehrt die Wirkung des Reizes in *ab* zunehmen, wenn der Strom geschlossen wird, und wieder zu ihrer frühern Stärke zurückkehren, wenn der constante Strom unterbrochen wird. Die Wirkung des Stromes zeigt sich also in diesem Falle als eine die Erregbarkeit erhöhende. Verbinden wir jetzt die Drähte *ef* mit der secundären Rolle des Inductoriums und reizen abermals so, dass schwache, aber deutliche Zuckungen auftreten, so werden diese verstärkt, wenn der Strom in der Strecke *cd* von *c* nach *d* hinfliesst, dagegen geschwächt, wenn er die entgegengesetzte Richtung hat. In diesen beiden Versuchsreihen war das eine mal der Reiz oberhalb, das andere mal unterhalb des constanten Stromes angebracht. Beide Fälle aber zeigten etwas Uebereinstimmendes. Sobald nämlich der Reiz sich an der Seite der positiven Elektrode oder Anode, durch welche der Strom in den Nerven eintritt, befand, wurde in beiden Fällen die Erregbarkeit herabgesetzt. Wenn aber der Reiz auf der Seite der negativen Elektrode oder Kathode, durch welche der Strom durch den Nerven austritt, befand, wurde der Reiz verstärkt, wurde die Erregbarkeit erhöht.

Diese Erregbarkeitsveränderungen durch den constanten Nerven lassen sich in der ganzen Länge des Nerven nachweisen; aber sie sind am stärksten in unmittelbarer Nachbarschaft der vom constanten Strom durchflossenen Strecke und nehmen von den Elektroden nach oben und nach unten zu allmählich ab. Um nun zu untersuchen, ob auch innerhalb der Elektroden eine Veränderung der Erregbarkeit vorgeht, leiten wir den Strom durch eine längere Strecke des Nerven und bringen den Reiz zwischen den Elektroden an. Je nach der Stelle, an welcher wir reizen, können wir auch hier verschiedenartige Veränderungen nachweisen. Befindet sich der Reiz nahe der Anode, so ist die Erreg-

barkeit herabgesetzt; in der Nähe der Kathode ist sie erhöht, und zwischen beiden findet sich ein Punkt, wo unter dem Einfluss des constanten Stromes gar keine merkliche Veränderung der Erregbarkeit stattfindet.

Wir können aus allen diesen Versuchen den Satz ableiten, dass ein Nerv, welcher in einem Theile seiner Länge von einem constanten Strom durchflossen wird, seiner ganzen Länge nach in einen veränderten Zustand geräth, der sich durch Veränderungen in seiner Erregbarkeit zu erkennen gibt. Ein Theil des Nerven und zwar an der Anodenseite hat verminderte Erregbarkeit, der Theil des Nerven, der der Kathodenseite entspricht, hat erhöhte Erregbarkeit. Wir bezeich-

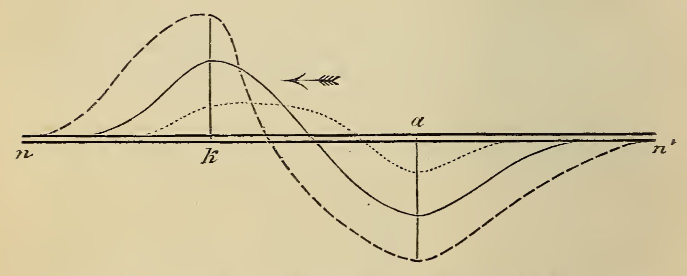


Fig. 31. **Elektrotonus bei verschiedenen Stromstärken.**

nen diesen veränderten Zustand als Elektrotonus des Nerven, und zur Unterscheidung nennen wir den Zustand an der Anodenseite Anelektrotonus, und den an der Kathodenseite Katelektrotonus. Wo Anelektrotonus und Katelektrotonus aneinandergrenzen, findet sich zwischen den Elektroden ein Punkt, in welchem die Erregbarkeit gar nicht verändert wird, wir nennen ihn den Indifferenzpunkt. Der Indifferenzpunkt liegt übrigens nicht immer genau in der Mitte zwischen den Elektroden, sondern seine Lage hängt von der Stärke des angewandten Stromes ab. Bei schwachen Strömen liegt er näher der Anode, bei starken näher

der Kathode und bei einer gewissen mittlern Stromstärke genau in der Mitte zwischen beiden.

Wir können dieses Verhalten des Nerven im anelektrotonischen Zustande anschaulich machen durch eine Darstellung, wie sie in Fig. 31 gegeben ist. nn' bedeutet hier den Nerven, a und k die Elektroden, und zwar soll a die Anode und k die Kathode bedeuten. Der Strom hat also im Nerven die durch den Pfeil angedeutete Richtung. Um die Veränderung anzuzeigen, welche die Erregbarkeit an einem bestimmten Punkte des Nerven erfährt, denken wir in diesem Punkte eine Linie lothrecht auf die Längsrichtung des Nerven errichtet und machen die Linien um so länger, je stärker die Veränderung ist. Um ferner anzuzeigen, dass die Veränderungen der Anodenseite im entgegengesetzten Sinne erfolgen, wie an der Kathodenseite, ziehen wir die Linien an der Anodenseite nach abwärts, an der Kathodenseite nach aufwärts. Indem wir die Köpfe dieser Linien miteinander verbinden, erhalten wir eine krumme Bahn oder Curve, welche die Veränderung an jedem Punkte bildlich darstellt. Von den drei Curven stellt die mittlere ausgezogene das Verhalten für einen mittelstarken Strom dar; die gestrichelte Curve entspricht einem starken Strom, und die punktirte einem schwachen. Wir sehen an den Curven, dass die Veränderungen um so bedeutender sind, je stärker der Strom ist, dass an den Elektrodenstellen selbst die Veränderungen am stärksten ausgeprägt sind, und dass endlich der Indifferenzpunkt für die verschiedenen Stromstärken eine verschiedene Lage innerhalb der Elektroden hat.

2. Abgesehen von diesen Veränderungen der Erregbarkeit, welche während der Dauer eines denselben durchfliessenden constanten Stromes beobachtet werden, lassen sich noch andere nachweisen, welche unmittelbar nach der Oeffnung des Stromes zur Erscheinung kommen. In der That kehrt die durch den Elektrotonus

veränderte Erregbarkeit nicht sofort zu ihrem normalen Werthe zurück, sobald der Strom unterbrochen wird, sondern erst nach einiger Zeit. Die Dauer dieser nach Oeffnung des Stromes zu beobachtenden Erregbarkeitsveränderungen ist um so grösser, je stärker der Strom war und je länger er gedauert hat. Diese Veränderungen, welche man, zum Unterschiede von den elektrotonischen, Modificationen der Erregbarkeit nennt, sind nicht blos einfach eine Fortdauer des elektrotonischen Zustandes, vielmehr sind sie zuweilen vollkommen von denselben verschieden. Wenn wir z. B. eine Stelle untersuchen, welche in der Nähe der Anode liegt, wo also während der Dauer des Stromes die Erregbarkeit herabgesetzt ist, so finden wir unmittelbar nach der Oeffnung eine gesteigerte Erregbarkeit, und erst nach dieser stellt sich die ursprüngliche normale Erregbarkeit wieder her. Ebenso wird in der Gegend der Kathode die Erregbarkeit bei Oeffnung des Stromes vorübergehend für kurze Zeit vermindert, dann aber wieder vermehrt und kehrt erst allmählich zur Norm zurück. Die Dauer dieser Modificationen beträgt in der Regel nur Bruchtheile einer Secunde. Hat aber der constante Strom lange Zeit im Nerven bestanden, so können dieselben sich auch noch längere Zeit hindurch erhalten. Sie sind wegen ihrer Flüchtigkeit schwer zu beobachten und festzustellen. Der Wechsel der Zustände, welche beim Oeffnen des Stromes im Nerven vorgeht, kann übrigens zu Erregungen in demselben führen, sodass man zuweilen beim Oeffnen eines längere Zeit im Nerven vorhanden gewesenen Stromes eine Reihe von Zuckungen oder einen förmlichen Tetanus beobachtet, welcher unter dem Namen des Oeffnungstetanus oder Ritter'schen Tetanus schon lange bekannt ist. Der Zusammenhang, welcher zwischen diesen Erregbarkeitsveränderungen und der Thatsache, dass der Nerv überhaupt durch elektrische Ströme erregt werden kann, besteht, hat zu einer Vorstellung über die Natur der elektrischen Er-

regung des Nerven geführt, welche wir jedoch erst dann zu entwickeln im Stande sein werden, wenn wir die elektrische Erregung selbst etwas genauer studirt haben werden.

3. Wenn man einen constanten Strom durch einen Nerven leitet und abwechselnd schliesst und öffnet, so fällt es auf, dass die Erregung scheinbar ganz regellos bald bei der Schliessung, bald bei der Oeffnung des Stromes, zuweilen auch in beiden Fällen auftritt. Eine genauere Untersuchung hat aber gezeigt, dass hierbei ganz bestimmte Gesetze obwalten, wenn man nur auf die Stärke des Stromes und seiner Richtung im Nerven Rücksicht nimmt. Wir wollen diese Erscheinungen zunächst für den frischen Nerven untersuchen, und da wir früher gesehen haben, dass die Zustände im Nerven in unmittelbarer Nähe des abgeschnittenen Endes sich sehr schnell verändern, so wollen wir die Untersuchung an einem tiefgelegenen Punkte eines frischen, möglichst lang herauspräparirten Nerven beginnen. Zu diesem Behufe ist es vor allen Dingen nothwendig, ein bequemes Verfahren zu besitzen, um die Stärke des anzuwendenden Stromes nach Belieben abzustufen. Man hat dazu verschiedene Methoden benutzt. Die beste ist diejenige, welche sich auf die sogenannte Vertheilung der Ströme in verzweigten Leitern stützt. Wird der elektrische Strom durch einen Leiter geführt, der sich an irgendeiner Stelle in zwei Zweige spaltet, so theilt sich der Strom, und zwar ist die Stärke der Stromantheile in diesen beiden Zweigen nicht immer gleich, sondern die Stromstärken in den Zweigen verhalten sich umgekehrt wie die Leitungswiderstände dieser Zweige. Denken wir uns nun in den einen Zweig den Nerven eingeschaltet, und verändern wir den Widerstand des andern Zweigs, so wird dadurch, ohne dass an der Leitung, die den Nerven enthält, etwas geändert wird, die Stromstärke im Nerven verändert, und zwar muss sie wachsen, wenn

wir den Widerstand des andern Zweigs vermehren, und umgekehrt abnehmen, wenn wir den Widerstand jenes Zweigs vermindern.

Da der Widerstand eines Drahtes seiner Länge proportional ist, so genügt es die Leitung *AS* aus einem Draht herzustellen, dessen Länge auf irgendeine Weise verändert werden kann. Dies geschieht am einfachsten, indem man den Draht geradlinig ausspannt und auf ihm einen Schieber bewegt, sodass man beliebige Längen des Drahtes in die Leitung einzuschalten im Stande ist. Ein solcher Draht führt den Namen Rheochord,

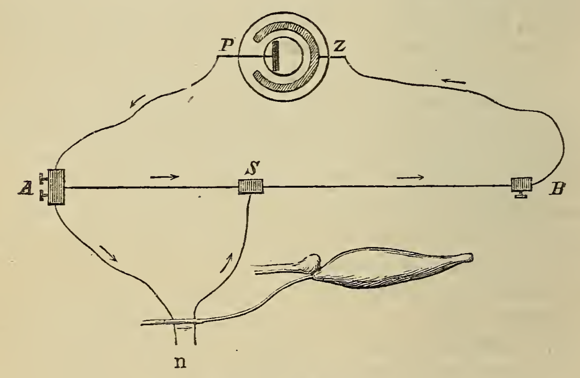


Fig. 32. Rheochord.

von ῥέος, der Strom, und χόρδη, die Saite, weil der Strom durch einen saitenartig aufgespannten Draht geleitet wird. Ein solches Rheochord, einfachster Art, stellt Fig. 32 dar. Der Strom der Kette *PZ* durchfliesst den Draht *AB*. Von *A* geht eine Zweigleitung zum Nerven und kehrt von da zum Schieber *S*, welcher auf dem Draht *AB* gleitet, zurück. Der durch den Nerven gehende Stromzweig wird stärker oder schwächer, je nachdem man den Schieber von *A* entfernt oder *A* nähert.

Mittels eines solchen Rheochords gelingt es leicht die Ströme im Nerven so schwach zu machen, dass sie gar keine Wirkung ausüben. Verstärkt man sie nun ganz allmählich, so sieht man am frischen Nerven ausschliesslich zu allererst eine Zuckung bei Schliessung des Stromes auftreten, und zwar gleichgültig, welche Richtung der Strom im Nerven hat. Um diese Richtung deutlich bezeichnen zu können, ist man übereingekommen, einen solchen Strom, der im Nerven vom centralen zu dem mehr peripherischen Theil hinfliesst, einen absteigenden, und den entgegengesetzt gerichteten Strom einen aufsteigenden zu nennen.

Aufsteigende und absteigende Ströme geben also, wenn sie schwach sind, stets nur Schliessungszuckung. Verstärkt man den Strom, so treten allmählich auch die Oeffnungszuckungen auf und zwar meistens zuerst für den absteigenden, dann bei weiterer Verstärkung auch für den aufsteigenden Strom. Schliesslich sind alle vier Zuckungen gleich stark. Wenn man aber nun den Strom noch weiter verstärkt, so werden zwei von diesen vier Zuckungen wieder schwächer, und zwar für den aufsteigenden Strom die Schliessungszuckung, für den absteigenden Strom die Oeffnungszuckung, und schliesslich findet man eine Stromstärke, bei welcher diese ganz ausbleiben, und man nur noch Zuckungen bei Schliessung des absteigenden und bei Oeffnung des aufsteigenden Stromes erhält. Man bezeichnet diese Erscheinungen, welche die Abhängigkeit der Erregung des Nerven von der Stärke und Richtung des Stromes darthun, mit dem Namen des Gesetzes der Zuckungen. Wir wollen dieses Gesetz in folgender Tabelle darstellen, wobei *S* Schliessung, *O* Oeffnung, *Z* Zuckung und *R* Ruhe (d. h. keine Zuckung) bedeutet und die Pfeile die Richtung des Stromes andeuten.

Gesetz der Zuckungen für den frischen Nerven.

	Schwacher Strom.		Mittelstarker Strom.		Starker Strom.	
↓	S. Z.	O. R.	S. Z.	O. Z.	S. Z.	O. R.
↑	S. Z.	O. R.	S. Z.	O. Z.	S. R.	O. Z.

Sobald der Nerv abstirbt, verändern sich auch die Erscheinungen des Zuckungsgesetzes. Wenn man bei einem frischen Nerven schwache Ströme anwendet, welche bei beiden Richtungen nur Schliessungszuckungen geben, und dann, ohne an den Strömen etwas zu ändern, nur von Zeit zu Zeit ihre Wirkung auf den Nerven prüft, so sieht man nach und nach auch die Oeffnungszuckungen hervortreten, erst schwach, dann immer stärker, bis sie den Schliessungszuckungen vollkommen gleich geworden sind. Dieser Zustand erhält sich längere Zeit, dann werden die Schliessungszuckung des aufsteigenden Stromes und die Oeffnungszuckung des absteigenden Stromes schwächer und verschwinden zuletzt ganz, sodass der absteigende Strom nur Schliessungszuckung und der aufsteigende nur Oeffnungszuckung gibt, und dieser Zustand erhält sich, bis die Erregbarkeit der untersuchten Stelle vollkommen erlischt, wobei die Zuckungen allmählich immer schwächer werden und zuletzt ganz verschwinden. Man kann auch dieses Zuckungsgesetz für den absterbenden Nerven in Tabellenform darstellen, wobei wir dann drei Stadien der Erregbarkeit unterscheiden, die Bezeichnungen im übrigen in demselben Sinne, wie in der vorigen Tabelle gebrauchen.

Zuckungsgesetz für den absterbenden Nerven.
(Bei Anwendung schwacher Ströme.)

	I. Stadium.		II. Stadium.		III. Stadium.	
↓	S. Z.	O. R.	S. Z.	O. Z.	S. Z.	O. R.
↑	S. Z.	O. R.	S. Z.	O. Z.	S. R.	O. Z.

Es muss sofort auffallen, dass diese beiden für verschiedene Fälle gefundenen Zuckungsgesetze vollkommen übereinstimmen. Die Reihenfolge der Erscheinungen beim Absterben des Nerven und Anwendung schwacher Stromstärken ist genau dieselbe, wie wir sie am frischen Nerven durch allmähliche Verstärkung des Stromes hervorrufen können. Mit andern Worten, wenn wir einen Nerven mit schwachen, stets unverändert bleibenden Strömen reizen, so wirken diese nach einiger Zeit gerade so, wie mittelstarke Ströme beim frischen Nerven, und nach noch längerer Zeit so, wie starke Ströme beim frischen Nerven gewirkt haben würden. Um dieses zu verstehen, müssen wir uns erinnern, was wir über die Veränderungen der Erregbarkeit beim Absterben des Nerven erfahren haben. Wir fanden damals, dass die Erregbarkeit anfangs steigt, und ein Maximum erreicht, ehe sie verschwindet. Denken wir uns also einen frischen Nerven mit Strömen von einer gewissen, aber geringen Stärke gereizt, und untersuchen wir diesen selben Nerven nach Verlauf einiger Zeit, wo seine Erregbarkeit gestiegen ist, so müssen offenbar diese schwachen Ströme schon wie stärkere wirken, und wenn die Erregbarkeit noch weiter gestiegen ist, sogar wie ganz starke. Die Ausdrücke schwache, mittelstarke und starke Ströme haben ja in der That keine unbedingte, für alle Nerven gleiche Bedeutung, sondern sind immer nur in Beziehung zur Erregbarkeit des Nerven zu verstehen. Was für den einen Nerven ein schwacher

Strom ist, kann für einen andern, dessen Erregbarkeit sehr viel höher ist, offenbar schon als starker wirken, und ebenso wie zwei verschiedene Nerven verhält sich auch ein und derselbe Nerv zu verschiedenen Zeiten, wenn inzwischen seine Erregbarkeit bedeutende Aenderungen erlitten hat. Danach kann es also keine Schwierigkeit haben, zu verstehen, wie bei dem allmählichen Steigen der Erregbarkeit die Wirkungen der schwachen Ströme allmählich denen der mittelstarken und starken gleich werden. Nur eins muss auffallen. Da die Erregbarkeit, nachdem sie ihren Höhepunkt erreicht hat, wieder zu sinken beginnt, ehe sie ganz erlischt, so sollte man vermuthen, dass dieselben Ströme, welche auf dem Höhepunkt der Erregbarkeit wie starke gewirkt haben, nun wieder als mittelstarke, dann als schwache wirken, ehe sie ganz unwirksam werden. Man sollte also glauben, dass dem dritten Stadium der Erregbarkeit, in welchem eine Schliessungszuckung des absteigenden und Oeffnungszuckung des aufsteigenden beobachtet wird, noch ein viertes und fünftes Stadium folgen müssten, von denen das vierte dem zweiten, und das fünfte dem ersten gleich wären. Dies ist auch in der That von einigen Beobachtern angegeben worden, kommt aber in der Regel nicht vor. Um dies zu erklären, hat man angenommen, dass die Abnahme der Erregbarkeit im Nerven, wenn dieselbe ihren Höhepunkt erreicht hat, in Wirklichkeit nicht stattfindet, sondern nur eine scheinbare ist. Wir müssen nämlich bedenken, dass wir niemals einen einzelnen Querschnitt eines Nerven reizen, sondern immer eine längere Strecke, und dass die von uns gemessene Erregbarkeit in Wirklichkeit nur das Mittel aus den Erregbarkeiten der einzelnen Stellen der gereizten Strecke ist. Wir können dann ferner annehmen, dass die Erregbarkeit eines jeden Punktes, wenn sie ihren Höhepunkt erreicht hat, sehr schnell, fast augenblicklich ganz vernichtet wird. Da dies aber an den höhern Punkten früher als an den tiefern geschieht, so wird es gleichsam die

Folge haben, dass die erregte Strecke von oben nach unten hin allmählich in einen unwirksamen, aber die Elektricität noch leitenden Faden verwandelt wird. Die Erregung wird in Wirklichkeit nur in der untern Abtheilung der Strecke stattfinden, und diese wird sich solange sie überhaupt noch eine Wirkung zeigt, stets auf dem Höhepunkt ihrer Erregung befinden müssen.*

4. Wir haben bei diesen Untersuchungen über das Zuckungsgesetz immer nur die Schliessung und Oeffnung des Stromes beachtet, dagegen die Zeit, während welcher der Strom constant im Nerven floss, ganz unbeachtet gelassen. In Wirklichkeit bleibt auch der Nerv während dieser Zeit in der Regel unerregt. Doch beobachtet man zuweilen, besonders bei nicht zu starken Strömen, auch während der Dauer des Stromes eine stetige Erregung, welche sich im Muskel als Tetanus zu erkennen gibt. Der aufsteigende und der absteigende Strom verhalten sich in dieser Beziehung nicht ganz gleich. Der letztere gibt bei höherer Stromstärke noch leicht Tetanus, während der aufsteigende es nur bei schwachen Strömen zu thun im Stande ist. Immer aber ist dieser Tetanus nur ein schwacher, und nicht zu vergleichen mit demjenigen, welchen man durch häufig wiederholte einzelne Reizungen, z. B. mit Inductionsschlägen oder durch häufig wiederholtes Schliessen und Oeffnen eines Stromes erzeugen kann. Wir sehen also, dass zur wirksamen Erregung des Nerven veränderliche Ströme geeigneter sind als constante. Inductionsströme, welche ja nur ausserordentlich kurze Zeit dauern, können wir gleichsam betrachten wie constante Ströme, die unmittelbar nach der Schliessung gleich wieder geöffnet werden. Auch mit constanten Strömen können wir in der That sicher und zuverlässig Zuckungen erregen, wenn wir sie durch eine geeignete Vorrichtung nur für einen Moment

---

* S. Anmerkungen und Zusätze Nr. 5.

schliessen und gleich wieder öffnen. Aus den Erfahrungen beim Zuckungsgesetz geht aber hervor, dass die Schliessung allein oder die Oeffnung allein unter Umständen genügen kann, um Zuckungen hervorzubringen. Da wir nun wissen, dass durch die Schliessung des Stromes der Nerv in einen veränderten Zustand geräth, welchen wir als Elektrotonus bezeichnet haben, und welcher nach dem Oeffnen des Stromes, wenn auch nicht sofort, so doch nach kurzer Zeit in den natürlichen Zustand zurückkehrt, so können wir die Venmuthung aufstellen, dass die Erregung des Nerven ebre dadurch zu Stande kommt, dass der Nerv aus dem natürlichen Zustande in den elektrotonischen oder aus diesem in seinen natürlichen zurückgeführt wird. Wir können uns denken, dass die kleinsten Theilchen des Nerven bei der Elektrotonisirung aus ihrer natürlichen Lage in eine veränderte übergeführt werden, und dass diese Bewegung der kleinsten Theilchen unter Umständen mit Erregung verbunden ist. Nun haben wir aber gesehen, dass der Nerv beim Elektrotonus in zwei voneinander getrennte Hälften zerfällt, deren Zustände offenbar verschieden sein müssen, denn in dem einen, dem Katelektrotonus, ist die Erregbarkeit erhöht, in dem andern, dem Anelektrotonus, ist sie herabgesetzt. Es wäre also möglich, dass in Bezug auf die Erregung diese beiden Zustände sich nicht gleich verhalten. In der That hat nun Pflüger die Hypothese aufgestellt, dass die Erregung nur zu Stande komme durch den Beginn des Katelektrotonus und durch das Aufhören des Anelektrotonus. Auf Grund dieser Hypothese ist man im Stande die Erscheinungen des Zuckungsgesetzes zu erklären, es verständlich zu machen, warum bei Schliessung und Oeffnung von Strömen zuweilen Zuckungen auftreten und andere male ausbleiben. Um jedoch diese Hypothese und die auf sie gebaute Erklärung des Zuckungsgesetzes ganz zu verstehen, müssen wir die Erscheinungen des Elektrotonus noch etwas genauer verfolgen, als dies bereits geschehen ist.

5. Wir haben oben gefunden, dass während der Schliessung eines Stromes die Erregbarkeit an der Seite der Kathode erhöht, an der Seite der Anode herabgesetzt ist. So leicht es auch ist, dieses Gesetz mit schwachen und mittelstarken Strömen nachzuweisen, so schwierig wird es zuweilen, wenn der elektrotonisirende Strom stark ist. Stellen wir uns wieder vor, der Nerv *nn'* (Fig. 33) werde in *cd* von einem aufsteigenden Strome durchflossen und oberhalb der durchflossenen Strecke in *ef* gereizt. Wir setzen also voraus

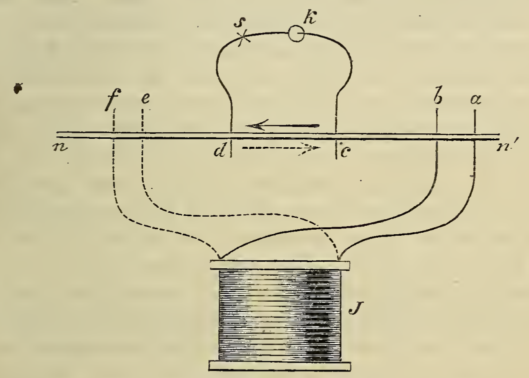


Fig. 33. Elektrotonus.

dass bei *n'* der Muskel wäre, was für unsere frühere Betrachtung gleichgültig war. Die Reizung befindet sich an der Seite der Kathode. Es müsste also eine Erhöhung der Erregbarkeit stattfinden. Mit schwachen elektrotonisirenden Strömen ist diese deutlich wahrnehmbar. Wird aber der elektrotonisirende Strom etwas verstärkt, so beobachten wir keine Verstärkung der Erregbarkeit, ja bei hinreichend starken Strömen hört jede Möglichkeit, von *ef* aus den Muskel zur Zusammenziehung zu veranlassen, ganz auf. Hat nun hier das Gesetz der elektrotonischen Veränderungen

der Erregbarkeit eine Ausnahme? Offenbar dürfen wir das aus dem vorliegenden Versuche nicht schliessen. Es wäre möglich, dass an der Stelle *ef* die Erregbarkeit in Wirklichkeit ganz dem Gesetz entsprechend erhöht wäre. Um aber die Wirkung der Erregung dieser Stelle zu sehen, muss die Erregung durch die elektrotonisirte und die unterhalb derselben gelegene anelektrotonische Strecke des Nerven hindurch, und es wäre denkbar, dass dieser Fortpflanzung der Erregung durch den starken Anelektrotonus, der hier stattfindet, ein unübersteigliches Hinderniss bereitet würde. Dies lässt sich nun in der That nachweisen. Kehren wir den Strom um, sodass er jetzt absteigend im Nerven fliesst, so wird Reizung der Stelle *ab* stets erhöhte Erregbarkeit nachweisen, so stark der Strom auch sein möge. Die Stelle *ab* befindet sich aber jetzt genau unter denselben Bedingungen, wie vorher die Stelle *ef*. Es ist an und für sich sehr unwahrscheinlich, dass der Nerv sich in zwei solchen ganz gleichen Fällen verschieden verhalten sollte. Der Unterschied in beiden Fällen besteht eben nur darin, dass im letztern die von uns untersuchte katelektrotonische Stelle unmittelbar an den Muskel grenzt, dass also ihre Erregbarkeitsverhältnisse unmittelbar vom Muskel angezeigt werden können, während in dem erst untersuchten Falle die Erregbarkeitsverhältnisse der Strecke *ef*, um sich am Muskel zu zeigen, erst eine Leitung durch die anderweitig veränderten Strecken *cd* und *ab* erforderlich machten. Nun können wir andererseits nachweisen, dass in der That die Leitung durch einen elektrotonisirten Nerven mit veränderter Geschwindigkeit erfolgt. In der katelektrotonischen Strecke ist die Fortpflanzungsgeschwindigkeit wenig verändert, vielleicht um ein Geringes erhöht; in der anelektrotonischen Strecke dagegen ist sie stets bedeutend herabgesetzt. Wir können daraus schliessen, dass der Anelektrotonus nicht blos die Erregbarkeit herabsetzt, sondern auch die Fortpflanzung der Erregung erschwert, und dass bei starkem An-

elektrotonus eine vollständige Behinderung der Fortpflanzung stattfindet.

6. Auf diese Weise ist aber nicht blos jene scheinbare Ausnahme von dem elektrotonischen Gesetze hinreichend erklärt, sondern wir können sofort auch erklären, warum starke aufsteigende Ströme bei der Schliessung keine Zuckung geben. Wir wissen, dass ein aufsteigender Strom die obere Hälfte in Katelektrotonus, die untere Hälfte in Anelektrotonus versetzt. Nach der Pflüger'schen Hypothese findet die Erregung des Nerven nur an der Stelle, wo Katelektrotonus eintritt, statt; bei der Schliessung eines aufsteigenden Stromes also in der obern Hälfte des Nerven. Damit diese Erregung zum Muskel gelange, muss sie die untere Hälfte des Nerven passiren, und da diese sich in starkem Anelektrotonus befindet, bietet sie ein Hinderniss für die Fortleitung der Erregung. Die in der obern Hälfte stattgefundene Erregung kann deshalb nicht zum Muskel gelangen, und die Schliessungszuckung muss ausbleiben.

Um die entsprechende Vorstellung auf den Fall der Oeffnung eines absteigenden Stromes anzuwenden, müssen wir noch eine Hülfshypothese machen, nämlich dass die beim Verschwinden des Katelektrotonus auftretende starke Modification, welche die Erregbarkeit so beträchtlich herabsetzt, gleichfalls mit einer Behinderung der Leitung verbunden ist. Es ist diese Annahme bisher nicht experimentell bewiesen; der Beweis ist wegen der kurzen Dauer der Modification schwer zu führen. Die Analogie der negativen Modification mit dem Anelektrotonus, welche beide die Erregbarkeit herabsetzen, gestattet aber die Annahme, dass bei der negativen Modification auch die Leitung behindert sei. Unter dieser Voraussetzung gilt dann für die Oeffnung des absteigenden Stromes dasselbe, wie für die Schliessung des aufsteigenden. Nach der Pflüger'schen Hypothese soll bei der Oeffnung des Stromes die Erregung nur

in dem Theile des Nerven stattfinden, wo der Anelektrotonus verschwindet. Dies ist für den absteigenden Strom die obere Hälfte des Nerven. Um von dort nach dem Muskel zu gelangen, muss die Erregung die untere Hälfte passiren, in welcher zu gleicher Zeit die starke negative Modification platzgreift, und durch diese wird sie an der Fortpflanzung gehemmt, die Oeffnungszuckung des absteigenden Stromes bleibt also aus.

Pflüger hat seine Hypothese noch durch folgenden Versuch gestüzt: Wir haben früher den sogenannten Ritter'schen Tetanus oder Oeffnungstetanus erwähnt, welcher eintritt, wenn ein Strom, der längere Zeit im Nerven geflossen ist, unterbrochen wird. Nach der Pflüger'schen Hypothese müsste diese Erregung gleichfalls ihren Sitz an der Anodenseite haben. Wenn man nun durch einen Nerven einen aufsteigenden Strom leitet, so ist die Anodenseite in seiner untern Hälfte, bei einem absteigenden Strom ist sie an seiner obern Hälfte gelegen. Erzeugt man nun den Ritter'schen Tetanus durch einen absteigenden Strom und schneidet unmittelbar nach der Oeffnung des Stromes den Nerven zwischen den Elektroden durch, so hört der Tetanus sofort auf. Macht man aber denselben Versuch mit Anwendung eines aufsteigenden Stromes, so hat die Durchschneidung des Nerven gar keinen Einfluss auf den Tetanus.

Noch ein anderer Beweis für die Richtigkeit dieser Hypothese ist von Pflüger geliefert worden durch die Untersuchung der Erregungen der Empfindungsnerven durch den elektrischen Strom. Da bei den Empfindungsnerven der Endapparat, durch dessen Wirkung wir die Reizung erkennen, am entgegengesetzten Ende des Nerven gelegen ist, so musste man erwarten, dass auch das Zuckungsgesetz in entgegengesetzter Weise sich geltend mache, wie bei den Bewegungsnerven. In der That hat Pflüger gefunden, dass starke aufsteigende Ströme nur bei der Schliessung, starke absteigende

Ströme nur bei der Oeffnung Empfindung erregen. Die Erklärung ist hier dieselbe, wie bei den Bewegungsnerven. Bei der Schliessung des absteigenden Stromes findet die Erregung am untern Theil des Nerven statt. Um Empfindung zu bewirken müsste sie zum Rückenmark und Gehirn fortgeleitet werden, also durch die obern Theile des Nerven passiren, woran sie durch den dort vorhandenen starken Anelektrotonus verhindert wird. Die Oeffnung des aufsteigenden Stromes wirkt gleichfalls reizend in den untern Theilen des Nerven. Um zum Rückenmark und Gehirn zu gelangen, müsste diese Erregung durch den obern Theil passiren, woran sie in diesem Falle durch die starke negative Modification verhindert wird.

Dass schwache Ströme nur bei der Schliessung wirken, gleichgültig welches ihre Richtung ist, kann nur dadurch erklärt werden, dass wahrscheinlich die Veränderungen im Nerven schneller beginnen, als sie bei der Oeffnung des Stromes verschwinden. Die Unterschiede sind jedoch nur gering, und nur geringe Verstärkung des Stromes genügt, um auch die Oeffnungszuckung des Nerven herbeizuführen. Dies gilt namentlich für den absteigenden Strom, und wenn der Nerv nicht ganz frisch ist, kann man sogar zuweilen die Oeffnungszuckung bei ganz schwachen Strömen beobachten, welche noch keine Schliessungszuckung geben. Es hängt dies mit dem Umstande zusammen, dass die Erregbarkeit in den obern Theilen des Nerven etwas grösser ist, als in den untern. Die natürliche Ueberlegenheit der Schliessungszuckung wird dadurch für den absteigenden Strom aufgehoben und die Oeffnungszuckung infolge dessen erleichtert.

7. Aus dem Vorhergehenden ist es sehr wahrscheinlich geworden, dass jede Erregung im Nerven zu Stande kommt durch eine Veränderung seines Zustandes, welche wir für den elektrischen Strom durch die elektrotonischen Veränderungen der Erregbarkeit unmittelbar nach-

weisen konnten. Je schneller diese Veränderungen vor sich gehen, desto leichter sind sie im Stande den Nerven zu erregen. Dieses Gesetz zeigt sich auch bei der nichtelektrischen Erregung. Man ist z. B. im Stande durch einen allmählich gesteigerten Druck auf den Nerven denselben ganz zu zerquetschen, ohne dass eine Erregung erfolgt, während jede plötzliche Quetschung, wie wir schon gesehen haben, mit Erregung verbunden ist. Aehnliches beobachtet man bei der thermischen und bei der chemischen Reizung. Wir können daraus schliessen, dass die Erregung im Nerven zu Stande kommt durch eine gewisse Art von Bewegung seiner kleinsten Theilchen, und dass zur Hervorrufung dieser Bewegung ein plötzlicher Stoss geeigneter ist als eine langsame Einwirkung. Dass selbst kleine mechanische Erschütterungen im Stande sind, Erregungen hervorzubringen, ohne dass der Nerv zerquetscht zu werden braucht, hat Heidenhain nachgewiesen. Derselbe befestigte an dem früher von uns beschriebenen Wagner'schen Hammer ein kleines Elfenbeinhämmerchen, legte den Nerven auf einen elfenbeinernen Amboss und brachte ihn so unter das Hämmerchen, dass dieses leise auf dem Nerven trommelte. Dabei entstand dann ein starker, mehrere Secunden anhaltender Tetanus. Wollten wir eine genauere Vorstellung über den Mechanismus der Nervenerregung erlangen, so wäre es vorerst nöthig, eine solche über die Anordnung der kleinsten Theilchen im ruhenden Nerven zu besitzen. Nun werden wir später Wirkungen des ruhenden Nerven kennen lernen, welche auf eine regelmässige Anordnung seiner kleinsten Theilchen Schlüsse erlauben. Indem wir die nähere Auseinandersetzung auf eine spätere Stelle versparen, können wir vorderhand versuchen, wie weit wir im Stande sind, die Thatsachen der Erregung in eine klare Vorstellung zu bringen. Zu diesem Zwecke wollen wir annehmen, dass die Theilchen des Nerven durch molekulare Kräfte in einer ganz bestimmten Lage festgehalten werden. Dann wird Erregung nur zu Stande

kommen, wenn die Theilchen aus dieser Lage herausgebracht und in Bewegung gesetzt werden. Je stärker die Kräfte sind, welche die Theilchen in ihrer Gleichgewichtslage festhalten, desto grössere Kräfte werden nöthig sein, um sie zu bewegen, um so geringer wird also die Erregbarkeit sein. Wir müssen ferner voraussetzen, dass die einzelnen Theilchen des Nerven sich gegenseitig beeinflussen, sodass jedes Theilchen auf die andern einwirkt und es in seiner Gleichgewichtslage festhält. Um diese etwas verwickelte Vorstellung anschaulicher zu machen, können wir uns eines von du Bois-Reymond eingeführten Gleichnisses oder Bildes bedienen. Eine Magnetnadel an einem Faden aufgehängt, stellt sich bekanntlich durch die magnetische Richtkraft der Erde so ein, dass ihr eines Ende nach Norden, ihr anderes nach Süden zeigt. Denken wir uns aber eine

n s n s n s n s n s

1 2 3 4 5

Fig. 34. Magnetnadelreihe als Schema der Nerventheilchen.

lange Reihe von vielen Magnetnadeln, alle in der gleichen Meridianlinie hintereinander aufgehängt, wie Fig. 34 zeigt, so wird jede dieser Nadeln durch ihre Nachbarn noch fester in ihrer Ruhelage festgehalten, indem die benachbarten Nord- und Südpole der Nadeln sich gegenseitig anziehen. Wollen wir z. B. die mittelste dieser Nadeln Nr. 3 bewegen, so bedürfen wir dazu einer Kraft, welche grösser ist, als wenn die Nadel allein vorhanden wäre. Wenn aber die mittlere gedreht wird, so können die benachbarten Nadeln nicht in Ruhe bleiben, sondern diese werden gleichfalls abgelenkt, sie wirken wieder ablenkend auf ihre Nachbarn u. s. f., und so läuft eine Erschütterung, die wir an einer Stelle dieser Magnetnadel anbringen, wellenartig durch die ganze Reihe fort.

Unser Gleichniss hat offenbar eine grosse Aehnlichkeit in seinem Verhalten mit dem Nerven. Es erklärt

nicht nur, wie eine an irgendeinem Punkte des Nerven beginnende Erschütterung sich im Nerven fortpflanzt, sondern auch wie die einzelnen Theile des Nerven auf die andern einzuwirken vermögen. Wir haben früher gesehen, dass die Erregbarkeit einer Nervenstelle zunimmt, wenn wir die darüberliegende Stelle des Nerven abschneiden. Ebenso zeigt unser Schema der Magnetnadeln, dass eine jede dieser Nadeln leichter beweglich wird, wenn wir einen Theil ihrer Nachbarn beseitigen. Ohne also sonstige Aehnlichkeiten zwischen den Kräften, welche in den Magnetnadeln wirken und den im Nerven vorhandenen annehmen zu wollen, können wir doch den Vergleich insoweit gelten lassen, dass wir uns den Nerven aus einzelnen kleinen Theilchen bestehend denken, welche in der Längsrichtung des Nerven hintereinander gelagert sind und sich gegenseitig in ihrer Lage festhalten. Wenn es nun Kräfte gibt, welche die Theilchen in dieser Lage noch fester halten, so müssen sie offenbar die Erregbarkeit vermindern, während umgekehrt solche Kräfte, welche die Nerventheilchen aus ihrer Lage zu bringen suchen, zugleich auch die Festigkeit ihrer Stellung vermindern, und deswegen den Nerven erregbarer machen. Von dem elektrischen Strome haben wir gesehen, dass seine beiden Pole in entgegengesetztem Sinne auf den Nerven einwirken. Wir können deswegen annehmen, dass an dem einen Pole, dem positiven, die Theilchen des Nerven in ihrer Ruhelage festgehalten, an dem negativen Pole dagegen aus derselben fortbewegt werden. Ist dies der Fall, so verstehen wir, weshalb bei der Schliessung des Stromes nur in dem negativen Pole eine Erregung zu Stande kommt. An dem positiven Pole wird bei Oeffnung des Stromes die Erregbarkeit erhöht; hier findet also eine Bewegung der Theilchen in demselben Sinne statt, wie sie am negativen Pole bei der Schliessung erfolgt, und deshalb kann hier bei der Oeffnung des Stromes eine Erregung stattfinden.

Die Thatsache, dass der Nerv durch allmählich er-

folgende Aenderungen seines Zustandes unerregt bleibt, während dieselben Veränderungen, wenn sie plötzlich erfolgen, erregend wirken, ist von so einschneidender Bedeutung für das Verständniss der Nervenvorgänge, dass wir ihr noch eine eingehendere Untersuchung widmen müssen. Am leichtesten und sichersten lässt sich die Thatsache für die elektrische Reizung nachweisen, da wir leicht im Stande sind, die Stärke der Ströme mehr oder weniger allmählich wachsen oder abnehmen zu lassen. Stellen wir die Anordnung wie in Fig. 35

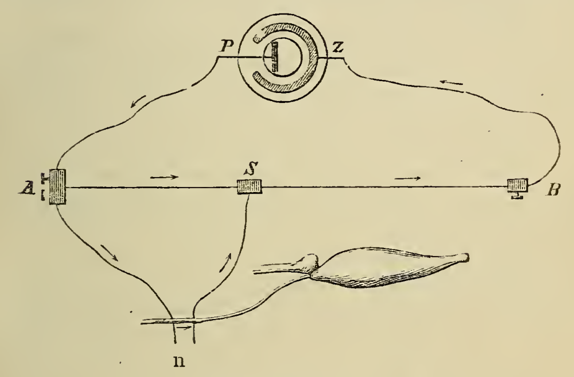


Fig. 35. Rheochord.

her, wo durch den Nerven ein Strom fliesst, dessen Stärke durch die Stellung des Schiebers S verändert werden kann. Sei in den Kreis ein Schlüssel eingeschaltet und die Stellung des Schiebers S so gewählt, dass bei Schliessung und Oeffnung des Stromes Zuckungen entstehen. Stellen wir nun den Schieber S dicht an die Klemme A (bei welcher Stellung der Widerstand im Zweige $AS = 0$ ist und daher gar kein Strom durch den Nerven geht) und schieben ihn langsam bis zur vorigen Stellung bei S vor, so wächst der Strom im Nerven langsam von der Stärke 0 zur vorigen

Stärke an; schieben wir den Schieber wieder langsam bis zur Berührung von A zurück, so nimmt die Stärke des Stromes wieder langsam bis 0 ab. In beiden Fällen bleibt der Nerv unerregt. Sobald wir aber durch irgendein Mittel die Bewegung des Schiebers mit grosser Geschwindigkeit bewirken*, so wird der Nerv erregt und der Muskel zuckt. Wenn also beim Schliessen oder Oeffnen des Stromes mittels des Schlüssels der Nerv erregt wird, so kommt dies daher, weil dabei die Stromstärke ganz plötzlich von Null zu ihrer vollen Stärke ansteigt oder von ihrer vollen Stärke zu Null absinkt.

Aus diesen Erfahrungen ist es nun auch erklärlich, warum die kurzdauernden Inductionsschläge, bei denen Schliessung und Oeffnung gleichsam hart aneinander gedrängt sind, sich so ganz besonders gut zur Erregung der Nerven eignen. Alle Inductionsschläge sind aber nicht gleich gut zu diesem Zweck geeignet. Wenn man in dem früher beschriebenen Inductorium den Strom der primären Spirale schliesst und unterbricht, so entstehen in der secundären Spirale zwei Ströme von entgegengesetzter Richtung, der Schliessungsinductionsstrom und der Oeffnungsinductionsstrom. Leitet man diese durch einen Nerven, so ist jedesmal die erregende Wirkung des letztern viel stärker als die des erstern. Man kann dies sehr deutlich nachweisen, wenn man die secundäre Rolle von der primären weit entfernt. Man findet dann stets eine Stelle, wo der Oeffnungsinductionsstrom schon wirksam ist, während der Schliessungsinductionsstrom nicht wirkt, nähert man dann die Rollen, so wird auch der letztere wirksam. Wenn man aber bei einer beliebigen Stellung der Rollen die secundäre Rolle mit einem Multiplicator verbindet, so sind die Ablenkungen, welche die Magnetnadel erfährt, für beide Inductions-

* E. du Bois-Reymond hat eine Vorrichtung der Art unter dem Namen „Schwankungsrheochord“ beschrieben.

ströme stets gleich gross. Der Nerv zeigt uns also einen Unterschied an, den der Multiplicator nicht anzuzeigen vermag. Nun ist aber nachgewiesen worden, dass der zeitliche Verlauf der beiden Inductionsströme ein ganz verschiedener ist. Der Schliessungsinductionsstrom steigt langsam an und fällt ebenso langsam wieder ab, der Oeffnungsinductionsstrom hingegen erreicht sehr schnell seine volle Stärke und endet ebenso schnell. Und diesem Unterschied verdankt offenbar der letztere seine grössere physiologische Wirksamkeit.*

Kehren wir zu der obigen Anordnung des Versuchs mit dem Rheochord zurück. Statt den Schieber zwischen *A* und *S* zu verschieben, können wir ihn zwischen zwei beliebigen Grenzstellungen hin- und herbewegen. Der Strom hört dann im Nerven niemals auf, sondern wird nur entweder verstärkt oder geschwächt, je nach der Richtung der Verschiebung. Geschieht nun eine solche Verschiebung plötzlich, d. h. mit grosser Geschwindigkeit, so kann sie eine Erregung hervorbringen, während der Nerv immer unerregt bleibt, wenn dieselbe Verschiebung allmählich erfolgt. Wir sehen also, dass es nicht gerade einer Schliessung oder Oeffnung eines Stromes bedarf, um den Nerven zu erregen, sondern nur irgendeiner Veränderung, sei sie Verstärkung oder Schwächung, vorausgesetzt, dass die Veränderung gross genug sei und mit genügender Geschwindigkeit erfolgt. Schliessung und Oeffnung sind nur besondere Fälle von Stromveränderung, bei denen die eine Grenze der Stromstärke gleich Null ist. Wir können demnach für die elektrische Erregung im Nerven ein allgemeine Regel aufstellen, welche lautet: jede Veränderung eines den Nerven durchfliessenden Stromes kann den Nerven erregen, wenn sie stark genug ist und mit genügender Geschwindigkeit vor sich geht. Nun haben wir aber gesehen, dass dieses Gesetz sehr viele

---

* S. Anmerkungen und Zusätze Nr. 6.

Ausnahmen erleidet. Denn unter Umständen kann eine stärkere Veränderung (Schliessung eines starken aufsteigenden Stromes) unwirksam erscheinen, während eine schwächere wirkt. Wenn wir aber zugeben, dass in solchen Fällen in Wirklichkeit doch eine Erregung stattgefunden habe, und nur aus äussern Gründen (Hemmung der Fortleitung zum Muskel) nicht zur Erscheinung kommen konnte, so können wir jene Ausnahmen als nur scheinbare bezeichnen. Nehmen wir ferner an, dass die Veränderungen der Stromstärke im Nerven nur dadurch erregend wirken, dass sie Veränderungen in dem molekularen Zustand des Nerven hervorbringen, und halten wir damit zusammen, was wir über die Wirkung anderer Arten von Nervenreizen wissen, so können wir schliesslich für die Nervenerregung folgendes Gesetz aussprechen:

> Die Erregung des Nerven beruht auf einer Aenderung seines molekularen Zustandes. Sie kommt zu Stande, sobald eine solche Aenderung mit hinlänglicher Geschwindigkeit herbeigeführt wird.

Wir können noch hinzufügen, dass dieses Gesetz im wesentlichen auch für den Muskel gilt. Doch scheint es, dass die Moleküle des Muskels eine grössere Trägheit besitzen als die des Nerven, sodass sehr schnell vorübergehende Einwirkungen bei ihm leichter unwirksam bleiben.*

---

* S. Anmerkungen und Zusätze Nr. 7 und 8.

NEUNTES KAPITEL.

1. Elektrische Erscheinungen; 2. Elektrische Fische; 3. Elektrische Organe; 4. Multiplicator und Tangentenbussole; 5. Schwierigkeit der Untersuchung; 6. Gleichartige Ableitungsgefässe; 7. Elektromotorische Kraft; 8. Elektrisches Gefälle; 9. Spannung im Schliessungsbogen.

1. Wir haben im Vorhergehenden die wesentlichen Eigenschaften der Muskeln und Nerven betrachtet, dabei aber eine Reihe wichtiger Erscheinungen, welche beiden gemeinsam sind, übergangen, um sie jetzt im Zusammenhange darzustellen. Es sind die elektrischen Wirkungen, welche von diesen Geweben ausgehen. Unter allen Geweben des thierischen Organismus zeichnen sich gerade die Muskeln und Nerven durch sehr regelmässige und verhältnissmässig starke elektrische Wirkungen aus, und bei den Beziehungen zwischen elektrischen Strömen und der Reizbarkeit der Muskeln und Nerven können wir annehmen, dass auch diese selbstständigen elektrischen Wirkungen in Beziehung zu den wesentlichen Eigenschaften derselben stehen.

Zwar finden wir auch an andern thierischen sowie auch an pflanzlichen Geweben elektrische Wirkungen, doch sind diese sehr schwach und scheinen keine tiefere Bedeutung zu haben.* Elektrische Ströme ent-

* Eine Ausnahme machen vielleicht die elektrischen Erscheinungen an den Blättern der *Dionaea muscipula*, von denen später die Rede sein wird.

stehen unter allen möglichen Umständen so leicht, dass es nicht auffallen kann, wenn wir Spuren davon überall finden. Bei der uns jetzt bevorstehenden Untersuchung wird es daher auch stets unser Bestreben sein müssen, solche zufällig auftretende elektrische Ströme nach Möglichkeit auszuschliessen und, wo dies nicht möglich ist, wenigstens dieselben von den zu untersuchenden Strömen, deren Ursachen in den thierischen Gebilden selbst liegen, zu sondern. Ausser den Muskeln und Nerven scheint aber nur ein Gewebe noch mit stärkern elektrischen Wirkungen begabt zu sein, nämlich das der Drüsen. Es ist dies freilich noch nicht sicher nachgewiesen, aber doch bis zu einem sehr hohen Grade wahrscheinlich gemacht worden. Und hierbei ist es gewiss von grossem Interesse, dass die Drüsen in manchen physiologischen Beziehungen den Muskeln sehr ähnlich sind, namentlich zu den Nerven in ganz gleichen Beziehungen stehen wie die Muskeln.

2. Dagegen gibt es ein Gewebe, bei welchem die elektrischen Wirkungen in viel grösserer Stärke auftreten, sodass sie schon seit längerer Zeit als solche erkannt wurden, ehe man noch entdeckt hatte, dass alle Muskeln und Nerven die gleiche Fähigkeit besitzen. Doch kommt dies Gewebe nicht bei allen Thieren vor, sondern nur bei einigen Fischen, welche deshalb auch als elektrische Fische bezeichnet werden. Bei diesen Thieren finden wir besondere Organe von eigenthümlichem Bau, in denen wie in einer elektrischen Batterie Ströme von bedeutender Stärke entstehen können, deren Entladung unter dem Einfluss des Willens vor sich geht und die den Thieren als Waffen dienen, mit denen sie ihre Feinde zu schrecken oder ihre Beute zu betäuben und zu tödten im Stande sind. Lange, ehe die Welt etwas Genaueres über die physikalische Natur der elektrischen Erscheinungen wusste, mussten sich so mächtige Wirkungen, wie sie den elektrischen Fischen zukommen, der gelegentlichen Beobach-

tung aufdrängen. In der That finden wir schon bei den Alten Berichte über diese merkwürdige Erscheinung, und der römische Dichter Claudius Claudianus* gibt uns eine recht anschauliche Schilderung ihrer Wirkungen in den folgenden Versen:

Wer hat nicht schon gehört von der Kraft des schrecklichen Rochen,
Seiner erstarrenden Kraft, die ihm den Namen gegeben!**
Nur aus Knorpel gebaut, so schwimmt er gegen die Wogen
Langsam, und kriechet träg auf abgespületem Sande.
Doch die Natur hat ihn gewaffnet mit eisigem Gifte,
Kälte ins Mark gegossen, die alles Belebte erstarren
Macht, und ewigen Winter den Eingeweiden verliehen.
Was die Natur ihm verliehen, dem kommt er mit List noch zu Hülfe,
Und der Kraft sich bewusst, lang hingestrecket im Seegras
Hält er sich stille; doch naht sich ein Thier, zum Spiegel sich hebend
Weidet er straflos frech sich an den lebenden Gliedern.
Wenn aus Versehen jedoch er in den Köder gebissen,
Und den Zügel gefühlt, die krumme Angel im Munde,
Trachtet er weder zu fliehn, noch beissend sich zu befreien,
Sondern schmieget sich klug nur näher dem dunkelen Rosshaar,
Seiner Kraft sich bewusst, lässt weithin über die Wasser
Er den elektrischen Hauch aus giftigen Venen entströmen.
Schnur und Angel durchzucket der Blitz, und über den Wogen
Lähmt er den Menschen sogar; aus innerster Tiefe des Meeres
Zucket der schaurige Blitz, und den hängenden Faden verfolgend
Dringt er mit magischer Kraft eiskalt in die Knoten des Schilfrohrs,

---

* Aus Alexandria, lebte zu Ende des 4. Jahrhunderts. Aeltere Nachrichten über den Zitterrochen finden sich bei Plinius, Aelian und Oppian, dessen Gedicht über den Fischfang dem Claudian vorgelegen zu haben scheint, sowie bei Aristoteles.

** Torpedo, abgeleitet von *torpor*, Starre.

Lähmet den siegreichen Arm, und bringet den Blutlauf ins Stocken.
Aber der Fischer, entsetzt, wirft weg die verderbliche Beute,
Lässt die Angel in Stich und eilet bestürzt zu den Seinen.

Nachdem durch die Entdeckungen von Galvani und Volta die Lehre von der Elektricität in eine neue Entwickelung getreten war, wurden diese Fische mehrfach von verschiedenen Forschern, untersucht, und die elektrische Natur der ihnen innewohnenden Kraft aufs unzweideutigste bewiesen. Besonders werthvoll sind die Untersuchungen von Faraday am Zitteraal und von du Bois-Reymond am Zitterwels.

Es sind besonders drei Fische, deren Fähigkeit, elektrische Schläge zu geben, sicher nachgewiesen ist. Der elektrische Roche oder Zitterroche des Adriatischen und Mittelländischen Meeres, *Torpedo electrica* und *Torpedo marmorata*; zweitens der Zitteraal, *Gymnotus electricus*, ein Süsswasserfisch, der in den Gewässern des südlichen Amerika vorkommt, und endlich der erst in neuerer Zeit genauer untersuchte Zitterwels, *Malapterurus electricus*, oder *Malapterurus beninensis* aus den Flüssen der Bai von Benin an der Ostküste Afrikas. Wir können uns nicht versagen, an dieser Stelle die Schilderung, welche Alexander von Humboldt von dem elektrischen Aal und seiner Wirkung gibt, einzuschalten*:

„Aber nicht die Krokodile und der Jaguar allein stellen den südamerikanischen Pferden nach; auch unter den Fischen haben sie einen gefährlichen Feind; die Sumpfwasser von Bera und Rastro sind mit zahllosen elektrischen Aalen gefüllt, deren schwarzer, gelbgefleckter Körper aus jedem Theile die erschütternde Kraft nach Willkür aussendet. Diese Gymnoten haben 5—6 Fuss Länge. Sie sind mächtig genug, die grössten Thiere zu tödten, wenn sie ihre nervenreichen Organe auf einmal in günstiger Richtung entladen. Die Steppen-

* Ansichten der Natur, I, 23. (3. Aufl., Stuttgart 1859).

strasse von Urituco musste einst verändert werden, weil sich die Gymnoten in solcher Menge in einem Flüsschen angehäuft hatten, dass jährlich vor Betäubung viele Pferde in der Furt ertranken. Auch fliehen alle andern Fische die Nähe dieser furchtbaren Aale. Selbst den Angelnden am hohen Ufer schrecken sie, wenn die feuchte Schnur ihm die Erschütterung aus der Ferne zuleitet. So bricht hier elektrisches Feuer aus dem Schose der Gewässer aus.

„Ein malerisches Schauspiel gewährt der Fang der Gymnoten. Man jagt Maulthiere und Pferde in einen Sumpf, welchen die Indianer eng umzingeln, bis das ungewohnte Lärmen die muthigen Fische zum Angriff reizt. Schlangenartig sieht man sie auf dem Wasser schwimmen und sich, verschlagen, unter den Bauch der Pferde drängen. Von diesen erliegen viele der Stärke unsichtbarer Schläge. Mit gesträubter Mähne, schnaubend, wilde Angst im funkelnden Auge, fliehen andere das tobende Ungewitter. Aber die Indianer, mit langen Bambusstäben bewaffnet, treiben sie in die Mitte der Lache zurück.

„Allmählich lässt die Wuth des ungleichen Kampfes nach. Wie entladene Wolken zerstreuen sich die ermüdeten Fische. Sie bedürfen einer langen Ruhe und einer reichlichen Nahrung, um zu sammeln, was sie an galvanischer Kraft verschwendet haben. Schwächer und schwächer erschüttern nun allmählich ihre Schläge. Vom Geräusch der stampfenden Pferde erschreckt, nahen sie sich furchtsam dem Ufer, wo sie durch Harpune verwundet und mit dürrem, nicht leitendem Holze auf die Steppe gezogen werden.

„Dies ist der wunderbare Kampf der Pferde und Fische. Was unsichtbar die lebendige Waffe dieser Wasserbewohner ist; was, durch die Berührung feuchter und ungleichartiger Theile erweckt, in allen Organen der Thiere und Pflanzen umtreibt; was die weite Himmelsdecke donnernd entflammt, was Eisen an Eisen bindet und den stillen wiederkehrenden Gang der lei-

tenden Nadel lenkt: alles, wie die Farbe des getheilten Lichtstrahls, fliesst aus einer Quelle; alles schmilzt in eine ewige, allverbreitete Kraft zusammen.“

3. Sämmtliche elektrische Fische zeichnen sich durch den Besitz eigenthümlicher Organe aus, in welchen die elektrische Entladung entsteht. Sie stellen gleichsam starke Batterien vor, welche durch den Willen des Thieres in Thätigkeit versetzt werden können und dann Ströme entwickeln, die durch das Wasser gehen und andere in der Nähe befindliche Thiere treffen und erregen, ja sogar zu tödten im Stande sind. Diese elektrischen Organe, wie sie genannt werden, sind bei allen drei oben genannten Fischgattungen nach demselben Plane gebaut. Sie bestehen aus einer grossen Anzahl feiner Plättchen die schichtweise neben- und übereinander geordnet, in bindegewebigen Kästchen eingeschlossen, das ganze Organ bilden. Bei dem Zitterrochen liegen diese Organe platt zu beiden Seiten neben der Wirbelsäule. Bei dem Zitteraal und Zitterwels sind sie der Länge nach angeordnet, und bilden bei dem letztern eine geschlossene Röhre, in welcher das Thier steckt und gleichsam nur mit Kopf und Schwanz hervorsieht. Die einzelnen Plättchen, aus denen die Organe bestehen, sind daher bei dem Zitterrochen horizontal angeordnet, während sie beim Zitteraal und Zitterwels vertical stehen. Jedes dieser Plättchen stellt eine äusserst zarte Haut dar, welche bei der Thätigkeit des Organs auf der einen Seite positiv, auf der andern negativ elektrisch wird. Die Ströme dieser vielen Plättchen summiren sich ähnlich wie bei einer Batterie und geben deshalb zusammen einen äusserst kräftigen Strom. Zu jedem Plättchen tritt eine Nervenfaser, vermöge deren das Thier im Stande ist, willkürlich die elektrische Entladung zu bewirken, gerade wie mittels des Nerven willkürlich Muskelcontraction bewirkt werden kann. Auch kann man einen solchen Nerven künstlich reizen und erhält dann einen oder viele elektrische

Schläge, ganz wie wir durch Reizung der Bewegungsnerven eine oder viele Zuckungen der Muskel hervorrufen. Die Aehnlichkeit des elektrischen Organs mit dem Muskel ist in physiologischer Beziehung in der That eine vollkommene.

Zu erwähnen ist noch, dass nahe Verwandte dieser elektrischen Fische, z. B. die den Rochen ganz ähnlich gebauten Mormyrusarten, ähnliche Organe besitzen, ohne dass jedoch bisjetzt mit Sicherheit elektrische Wirkungen an denselben nachgewiesen worden wären. Ferner hat man angenommen, dass die Leuchtorgane, welche gewisse Insekten besitzen, auf elektrische Kräfte zurückzuführen seien, was aber durchaus nicht bewiesen ist.

4. Ehe wir auf die Darlegung der elektrischen Erscheinungen an thierischen Gebilden weiter eingehen, wird es jedoch nothwendig sein, Einiges über die elektrischen Erscheinungen im Allgemeinen und über die Mittel, sie nachzuweisen, vorauszuschicken.

Bekanntlich erhält man einen sogenannten elektrischen Strom, wenn zwei verschiedenartige Metalle miteinander und mit einer Flüssigkeit in Berührung sind. Die Elektricität tritt in diesem Falle in dem Zustande der Bewegung oder Strömung auf, während wir in andern Fällen sie im Zustande der Ruhe beobachten. Tauchen wir also, wie Fig. 36 zeigt, ein Stück Kupfer und ein Stück Zink in ein Glas mit verdünnter Schwefelsäure und verbinden dieselben ausserhalb der Flüssigkeit durch einen Draht, so strömt die positive Elektricität durch den Draht vom Kupfer zum Zink und in der Flüssigkeit vom Zink zum Kupfer. Um einen solchen Strom nachzuweisen, bedient man sich der Magnetnadel. Ein elektrischer Strom, welcher an einer Magnetnadel parallel vorbeigeführt wird, lenkt dieselbe aus ihrer normalen Lage ab

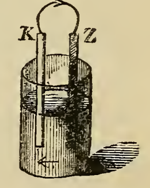


Fig. 36. Elektrischer Strom.

und sucht sie senkrecht auf seine eigene Richtung zu stellen. Je nach der Richtung, in welcher die positive Elektricität strömt, und je nach der Lage des Leitungsdrahtes zur Magnetnadel wird der Nordpol der Nadel entweder nach Osten oder nach Westen abgelenkt, sodass man also mit Hülfe der Magnetnadel nicht nur die Anwesenheit eines elektrischen Stromes überhaupt erkennen, sondern auch seine Richtung im Draht bestimmen kann. Dieses einfache Hülfsmitel führt aber nur zum Ziel, wenn der Strom verhältnissmässig stark ist, denn die Magnetnadel wird in ihrer Lage durch die magnetische Richtkraft der Erde festgehalten, und der elektrische Strom muss diese überwinden, wenn er die Nadel ablenken soll. Um auch schwächere Ströme zu erkennen, windet man den Draht, durch welchen der elektrische Strom fliesst, in mehrfachen Windungen um die Nadel herum. Indem so jede Windung ablenkend auf die Nadel wirkt, wird die ablenkende Kraft vermehrt, weshalb man ein solches Instrument einen elektrischen Multiplicator nennt.* Um die Empfindlichkeit eines solchen noch zu erhöhen, sucht man ferner die Richtkraft der Erde bis auf einen geringen Betrag aufzuheben, damit selbst schwache Ströme schon eine Ablenkung hervorzubringen im Stande sind. Man erreicht dies z. B. indem man neben, über oder unter der Magnetnadel einen festen Magneten so aufstellt, dass er auf die Magnetnadel entgegengesetzt wirkt wie der Erdmagnetismus, und ihn vorsichtig so weit nähert, bis die Wirkung des Erdmagnetismus beinahe ganz aufgehoben ist. Oder man verbindet zwei möglichst gleiche Magnetnadeln durch ein festes Zwischenstück derart, dass die gleichnamigen Pole nach entgegengesetzten Richtungen gekehrt sind. Indem nun der Erdmagne-

---

* Unter Berücksichtigung gewisser, hier nicht weiter zu erörternder Umstände kann das Instrument auch zur Messung der Stromstärke dienen. Es führt deshalb auch den Namen Galvanometer.

tismus die beiden Nadeln nach entgegengesetzten Richtungen zu drehen strebt, heben sich die Richtkräfte des Erdmagnetismus ganz oder doch fast ganz auf, und

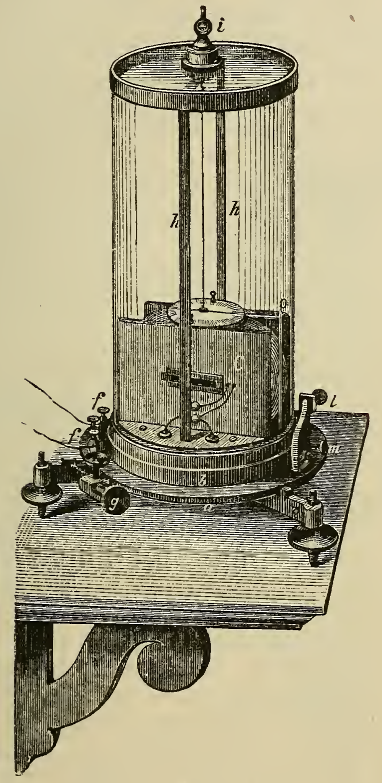


Fig. 37. **Multiplicator.**

so können selbst sehr schwache elektrische Ströme, in geeigneter Weise um die Nadeln geführt, die Nadeln schon merklich ablenken.

Einen sehr empfindlichen Multiplicator zu physiolo-

gischen Untersuchungen stellt Fig. 37 dar. Die beiden, miteinander verbundenen Nadeln sind mittels eines Seidencoconfadens an den Bügel $h'h$ aufgehängt; die Schraube i dient dazu, die Nadeln in der richtigen Höhe einzustellen, sodass eine der Nadeln innerhalb der Drahtwindungen frei schwebt, die andere oberhalb derselben über einer Kreistheilung, die zugleich die durch die Ströme bewirkte Ablenkung zu messen gestattet. Der sehr dünne Draht ist mit Seide besponnen und auf dem Rahmen C aufgewickelt; die Klemmschrauben $f'f$ dienen zur Zuleitung der Ströme.

Der Gebrauch des Multiplicators für physiologische Zwecke hat in neuerer Zeit bedeutend abgenommen, seitdem eine andere Art von Apparaten, die sogenannten Tangentenbussolen, besonders für diese Zwecke vervollkommnet worden sind. Der Vortheil dieser Bussolen besteht darin, dass sie neben grosser Empfindlichkeit zugleich eine Messung der Stromstärken gestatten. Wenn nämlich die Ablenkungen der Magnete sehr klein sind, so kann man die Stromstärken als proportional den trigonometrischen Tangenten der Ablenkungswinkel betrachten.* Um nun solche kleine Ablenkungen zu messen, dient das schon früher (Kap. 4, §. 3, S. 55) angeführte Verfahren der Beobachtung mit Spiegel und Fernrohr. Der Magnet ist, entweder selbst spiegelnd oder mit einem Spiegel fest verbunden, an einem Seidenfaden aufgehängt in einer kupfernen Hülse A, die mit Spiegelglasplatten geschlossen ist. Der elektrische Strom kann durch die Rollen $B'B$ geleitet werden, welche auf Schlitten beweglich sind, um durch mehr oder minder grosse Annäherung an den Magneten die Empfindlichkeit des Instrumentes nach Belieben abzustufen. Um die Ablenkungen zu messen, wird parallel mit der Ruhelage des Spiegels eine Theilung aufgestellt und deren Spiegelbild mit dem Fernrohr beobachtet, wie dies oben Kap. 4, §. 3 beschrieben wurde. Auch

* S. Anmerkungen und Zusätze Nr. 9.

kann man diese Bussole benutzen, um die Ablenkungen einem grössern Zuhörerkreise sichtbar zu machen, indem man Licht einer genügend hellen Lampe auf den

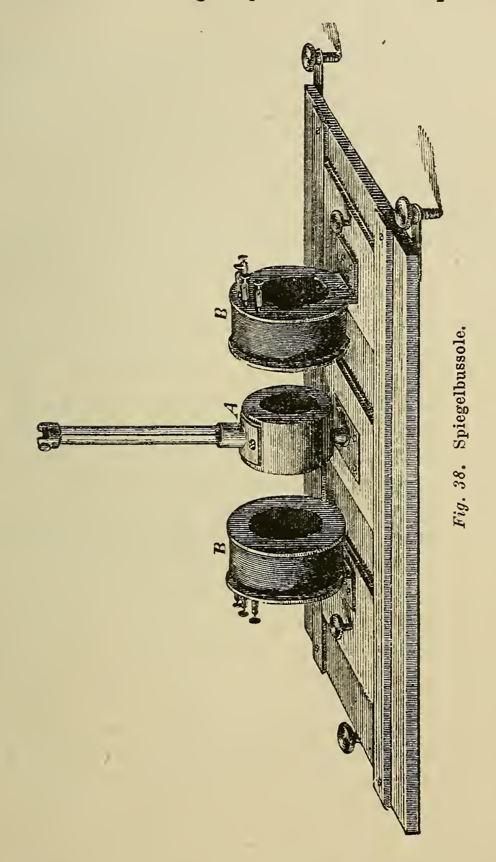


Fig. 38. Spiegelbussole.

Spiegel fallen lässt und das Spiegelbild mittels einer Linse auf einem Schirm auffängt. Um die Empfindlichkeit des Instrumentes zu erhöhen, schwächt man den

Einfluss des Erdmagnetismus auf den abzulenkenden Magneten durch einen passend aufgestellten Magnetstab in der oben angedeuteten Weise.

5. Hat man sich auf die eine oder andere Weise einen möglichst empfindlichen Multiplicator verschafft, so braucht man nur die zu untersuchenden thierischen Theile mit demselben zu verbinden und zu sehen, ob eine Ablenkung erfolgt oder nicht, ob also bei der gewählten Anordnung ein Strom vorhanden ist oder nicht. Je empfindlicher jedoch ein solcher Multiplicator ist, desto schwieriger ist es auch bei Verbindung desselben mit irgendwelchem thierischen Theil keinen Strom zu erhalten, und es würde zu Irrthümern führen, wollte man diese Ströme alle als durch die thierischen Theile selbst hervorgerufen ansehen. Verbindet man nämlich die Enden des Multiplicatordrahtes mit zwei Drähten von demselben Metall, z. B. Kupfer, und taucht diese Drähte in eine leitende Flüssigkeit, z. B. verdünnte Schwefelsäure, so erhält man stets starke Ablenkungen der Nadel, weil die Kupferdrähte niemals so gleichartig sind, dass sie nicht schon an sich einen schwachen Strom erzeugen. Nimmt man statt der Kupferdrähte solche von Platin, so kann man dieses durch sorgfältiges Reinigen allerdings ganz gleichartig machen, aber diese Gleichartigkeit verschwindet sehr bald, und man erhält auch mit diesem Metall Ströme, die nur von ungleichartiger Beschaffenheit der metallischen Oberflächen herrühren. Glücklicherweise gibt es Combinationen von Metallen mit Flüssigkeiten, welche von diesen Fehlern frei sind. Zwei Stücke von Zink, welche man durch Bestreichen mit Quecksilber an ihrer Oberfläche amalgamirt hat, d. h. mit einem Ueberzuge von Zinkamalgam, einer Verbindung von Zink und Quecksilber, gleichmässig bedeckt hat, erweisen sich als vollkommen gleichartig, wenn sie in eine Auflösung von schwefelsaurem Zink getaucht werden, und diese Metalle behalten ihre Gleichmässigkeit auch dann, wenn

elektrische Ströme durch die Metalle und die Flüssigkeit geleitet werden. Man kann deshalb den Multiplicatordraht mit solchen Streifen von amalgamirtem Zink verbinden und diese in die schwefelsaure Zinklösung tauchen, ohne dass selbst ein sehr empfindlicher Multiplicator eine Ablenkung zeigt. Während es also zu groben Täuschungen Veranlassung geben würde, wenn man etwa die Multiplicatordrähte unmittelbar mit den zu untersuchenden thierischen Geweben in Verbindung bringen würde, da in diesem Falle an den Berührungsstellen selbst Elektricität entwickelt würde, kann man bei Benutzung des amalgamirten Zinks und der Lösung von schwefelsaurem Zink jede fremde Elektricitätsquelle ausschliessen und bei geeigneter Einschaltung thierischer Gewebe sicher sein, dass Ablenkungen der Magnetnadel, welche man beobachtet, wirklich von elektrischen Kräften herrühren, die in den thierischen Theilen ihren Sitz haben. Es handelt sich also bei dieser Untersuchung darum, den thierischen Theilen eine solche Lage zu geben, dass die an ihnen etwa entwickelten Ströme nur mittels der Zinklösung und amalgamirten Zinkplatten dem Multiplicatordrahte zugeleitet werden können.

6. Um diesen Zweck zu erreichen, hat du Bois-Reymond, welchem wir hauptsächlich unsere Kenntniss von den elektrischen Erscheinungen der thierischen Gewebe verdanken, dem Apparate folgende Form gegeben (Fig. 39). Man verbindet die Enden des Multiplicatordrahtes mit zwei Trögen oder Gefässen, die aus Zink gegossen, an ihrer äussern Fläche lackirt, an ihrer innern Höhlung aber sorgfältig amalgamirt sind. In diese Höhlung wird eine Lösung von schwefelsaurem Zink gegossen und Bäusche, die aus vielen Bogen Fliesspapier zusammengelegt und mit derselben Lösung durchtränkt sind, werden so über den Rand des Gefässes gebogen, dass sie zum Theil in die Lösung tauchen, zum Theil über den Rand hervorragen und dort mit

einem scharf abgeschnittenen lothrechten Querschnitte endigen. Kleine Schilder aus einer isolirenden Substanz (Hartgummi) halten die Bäusche mit Hülfe von Kautschukringen in ihrer Lage fest. Rückt man die Gefässe so weit zusammen, dass die Bäusche einander berühren, oder überbrückt man den Zwischenraum zwischen den Bäuschen mit einem dritten ebenfalls mit

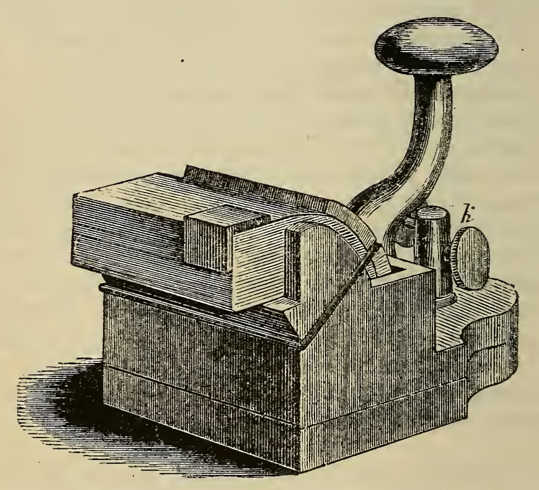


Fig. 39. Gleichartige Ableitungsgefässe von du Bois-Reymond.

schwefelsaurer Zinklösung getränkten Bausch, so bleibt die Multiplicatornadel ganz unbewegt, zum Beweise, dass in der ganzen Vorrichtung keine Ursache von Stromentwickelung vorhanden ist. Bringt man jetzt an Stelle des dritten Bausches den zu untersuchenden Körper und erhält eine Ablenkung der Nadel, so ist der Beweis geliefert, dass innerhalb dieses Körpers eine stromentwickelnde Ursache ihren Sitz haben muss. Die Vorrichtung hat nur den einen Nachtheil, dass durch die Berührung mit der concentrirten Lösung von schwefelsaurem Zink die thierischen Theile ange-

ätzt und in ihren Lebenseigenschaften beeinträchtigt werden. Um dies zu vermeiden, bedient man sich sogenannter Schutzschilder, d. h. dünner Platten von plastischem Thon (Porzellanerde), welcher mit einer verdünnten Kochsalzlösung von ½ bis 1 Proc. angerührt ist, und welche man auf die Fliesspapierbäusche da auflegt, wo die zu untersuchenden Gewebe angelegt werden sollen. Der Thon schützt die Gewebe vor der unmittelbaren Berührung mit der concentrirten Zinklösung, die in den Geweben vorhandenen elektrischen Wirkungen können aber, da der Thon leitungsfähig ist, zum Zinkvitriol und so zum Multiplicatordrahte gelangen.

7. Wenn man auf diese Weise Muskeln oder Nerven untersucht, so wird man je nach der Art des Auflegens bald gar keine, bald schwächere, bald stärkere Ablenkungen der Magnetnadel beobachten. Ein und derselbe Körper, z. B. ein Stück Muskel, kann bei einer bestimmten Lage einen sehr starken Strom geben, bei einer andern Lage gar keinen. Um dies zu verstehen, müssen wir untersuchen, in welcher Weise etwaige elektrische Ströme, die im Innern des untersuchten Gewebes vorhanden sind, sich bei der von uns gewählten Untersuchungsmethode dem Multiplicatordrahte mittheilen können.

Kehren wir nochmals zu der einfachen Kette zurück (Fig. 36, S. 155), an welcher wir zuerst die Wirkung des elektrischen Stromes auf einer Magnetnadel beobachtet haben. Ein Stück Zink und ein Stück Kupfer tauchen in verdünnte Schwefelsäure und ihre hervorragenden Enden sind durch einen Draht miteinander verbunden. In diesem Zustande nennt man die Kette g e s c h l o s s e n. In derselben kreist ein Strom, welcher im Draht vom Kupfer zum Zink und in der Flüssigkeit vom Zink zum Kupfer gerichtet ist. Betrachten wir den Schliessungsdraht allein, so besteht in diesem, wenn er nicht mit der Kette verbunden ist, kein Strom.

Betrachten wir die Kette allein, d. h. ohne Schliessungsdraht, so ist auch in ihr kein Strom vorhanden. Damit ein Strom zu Stande komme, ist ein geschlossener Kreis nothwendig. Aber in der Kette ist die Ursache gegeben, durch welche im geeigneten Falle die elektrische Strömung erzeugt werden kann, denn wenn wir den Draht allein für sich zu einem Kreise zusammenbiegen, so entsteht in ihm kein Strom. Wir können auch die Ursache der Stromentwickelung in der Kette nachweisen. Ist dieselbe offen, d. h. nicht durch den Schliessungsdraht zum Kreise geschlossen, und verbinden wir die hervorragenden Enden des Zinks oder Kupfers mit einem Elektrometer, so sehen wir, dass die Goldblättchen voneinander weichen und erkennen, dass an diesen aus der Flüssigkeit hervorragenden Metallenden eine elektrische Spannung herrscht. Diese Spannung ist an dem Kupferende positiv, an dem Zinkende negativ. Verbinden wir daher die beiden Metalle durch den Schliessungsdraht, so vereinigen sich die entgegengesetzten Elektricitäten, und dies ist die Ursache des Stromes im Drahte. Die Kraft aber, welche in der Kette die elektrische Spannung der Metallenden hervorgerufen hat, wirkt dauernd und macht, dass dieser Strom im Drahte immer weiter fortbesteht. Wir nennen diese Kraft die elektromotorische Kraft der Kette. Sie äussert sich, wenn die Kette ungeschlossen ist, durch die elektrische Spannung an den hervorragenden Metallenden oder Polen der Kette, und wenn die Pole durch einen Schliessungsbogen miteinander verbunden werden, durch den Strom, welchen sie in diesem erzeugt.

Nehmen wir nun an, die beiden Metalle, welche in der Flüssigkeit enthalten sind, ragten nicht aus derselben hervor, sondern berührten sich innerhalb der Flüssigkeit, so wäre offenbar die Kette auch geschlossen, nur dass der Schliessungsbogen hier innerhalb der Flüssigkeit gelegen wäre. Durch diesen muss dann der Strom vom Kupfer zum Zink und in der Flüssigkeit

vom Zink zum Kupfer gehen. Dass dem wirklich so ist, können wir leicht beweisen, denn wir sehen an der eingetauchten Metallfläche Bläschen sich entwickeln, welche nichts anderes sind als die durch den elektrischen Strom aus dem Wasser durch Zerlegung desselben in seine Bestandtheile entwickelten Gase, und zwar entwickelt sich an dem Kupfer Wasserstoff und an dem Zink Sauerstoff. In diesem Falle also ist die Kette in sich geschlossen. Wir haben keinen äusserlich vorhandenen Schliessungsbogen, an dem wir mit Hülfe der Magnetnadel einen Strom nachweisen könn-

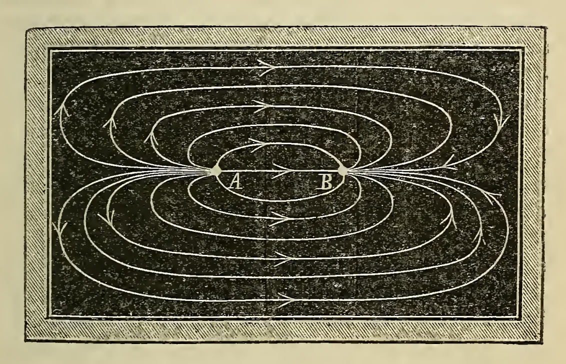


Fig. 40. Stromverzweigung in unregelmässigen Leitern.

ten. Dennoch sind wir im Stande, die in der Flüssigkeit und in den eingetauchten Metallen circulirenden Ströme auch mittels eines Multiplicators nachzuweisen, und zwar mit Hülfe eines Princips, welches die Vertheilung elektrischer Ströme genannt wird.

Wir wollen annehmen, eine Kette k sei durch den Schliessungsdraht nicht unmittelbar geschlossen, sondern von jedem Pole gehe ein Draht aus, welcher den irgendwie gestalteten Leiter Fig. 40 in zwei Punkten A und B berühre. Es lässt sich nachweisen, dass die elektrischen Ströme in diesem Falle durch den Körper

gehen, aber nicht etwa blos auf der geraden Verbindungslinie zwischen A und B, sondern überall im Körper sich vertheilen, sodass sie eine Menge von Leitungsbahnen einschlagen, welche alle in den Punkten A und B zusammentreffen, wo die elektrischen Ströme in den Körper ein- und aus ihm austreten. Wenn der eingeschaltete Körper eine einfache Gestalt hat, so lässt sich auf dem Wege der Rechnung die Gestalt der einzelnen Leitungsbahnen leicht bestimmen; bei unregelmässigen Körpern ist dies schwer, aber durch den Versuch kann man auch hier den Nachweis führen, nicht nur dass die Elektricität sich durch den ganzen Körper verbreitet, sondern auch die Bahnen bestimmen, in denen die einzelnen Stromantheile sich bewegen.

Betrachten wir ein einfaches Beispiel, etwa einen dicken cylindrischen Stab, in welchem die Elektricität an der einen Endfläche ein- und an der andern austritt, so ist es schon an und für sich wahrscheinlich, dass die Bahnen einfach der Länge des Stabes entlang parallel zur Achse verlaufen werden. Wir können statt des Stabes uns ein Bündel einzelner Drähte denken, dann wird in jedem dieser Drähte ein Theil des ganzen Stromes verlaufen. Wenn wir nun einen dieser Drähte zerschneiden und seine Enden mit dem Multiplicator verbinden, so muss offenbar der Stromantheil dieses Drahtes durch den Multiplicator gehen und eine Ablenkung der Nadel bewirken. Aber auch wenn der Draht ohne zerschnitten zu sein in zwei Stellen seiner Länge mit dem Multiplicator verbunden wird, muss nach dem Gesetz von der Verzweigung der Ströme ein Stromantheil sich durch den Multiplicator abzweigen.

8. Wir können uns dies noch auf einem andern Wege klar machen. Wir haben gesehen, dass an den Polen einer offenen Kette eine gewisse Spannung der Elektricität besteht, und dass die entgegengesetzten Spannungen der beiden Pole die Ursache des Stromes im Schliessungsdrahte sind. Wären die Pole nur einmal

mit den entsprechenden Elektricitätsmengen geladen gewesen, so würden diese sich durch den Draht hindurch vereinigen, und ein augenblicklicher Strom wäre die Folge. Da aber infolge der elektromotorischen Kraft der Kette die Spannung an den Polen immer wieder erneuert wird, ist der Strom ein dauernder. Am Anfang und am Ende des Schliessungsdrahtes herrschen also fortwährend entgegengesetzte Spannungen und diese wirken auf die natürliche Elektricität, welche im Drahte, wie in jedem Körper vorhanden ist, und setzen sie in Bewegung. Daraus folgt, dass während der Strom durch den Draht fliesst, an den einzelnen Punkten des Drahtes verschiedene Spannungen herrschen

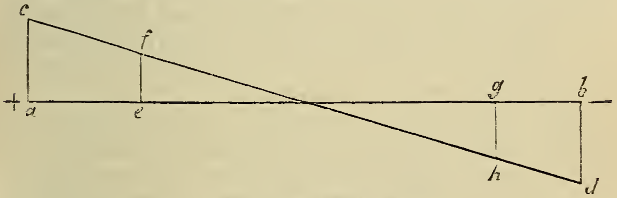


Fig. 41. Elektrisches Gefälle.

müssen. Am Berührungspunkt mit dem positiven Pole besteht eine gewisse positive Spannung, am Berührungspunkte mit dem negativen Pole eine ebensolche negative Spannung, und in der Mitte des Drahtes muss ein Punkt sein, welcher die Spannung 0 hat. Wir können dies bildlich darstellen, indem wir die an jedem Punkte des Drahtes herrschende Spannung durch eine senkrecht auf den Draht gezeichnete Linie darstellen, deren Länge die Spannung des betreffenden Punktes ausdrückt. Sei ab (Fig. 41) der Draht, so ist die Linie ac der Ausdruck für die Spannung an seinem einen Ende, welches mit dem positiven Pol verbunden ist. Um anzudeuten, dass am andern Ende b die Spannung negativ, also von entgegengesetzter Art ist, zeichnen wir die Linie bd nach unten von ab. In der Mitte herrscht

die Spannung = 0; an irgendeinem Punkte zwischen der Mitte und dem Ende *a*, etwa in *e*, muss eine positive Spannung herrschen, welche kleiner ist wie die in *a*, aber grösser als 0. Sie sei ausgedrückt durch die Linie *ef*. Ebenso herrscht in einem Punkte zwischen der Mitte und dem Ende *b*, etwa in *g*, eine gewisse negative Spannung, welche wir durch die Linie *gh* ausdrücken. Dasselbe können wir für alle andern Punkte des Drahtes machen. Wenn nun der Draht ganz gleichmässig ist, so nehmen die positiven Spannungen von dem Ende *a* nach der Mitte hin ganz gleichmässig ab, und ebenso die negativen Spannungen von dem Ende *b* nach der Mitte hin. Verbinden wir die Enden der Linien, welche die Spannungen ausdrücken, so erhalten wir eine schräg verlaufende gerade Linie, welche den Draht in der Mitte schneidet und deren Abstände vom Drahte an allen Punkten die elektrischen Spannungen dieser Punkte ausdrücken.

Diese gleichmässige Abnahme der Spannungen im Drahte kann mit Hülfe des Elektrometers nachgewiesen werden, wenn man dasselbe mit den einzelnen Punkten des Drahtes in Berührung bringt. Die allmähliche Abnahme der Spannungen im Drahte ist offenbar auch der eigentliche Grund für die Bewegung der Elektricität durch den Draht, denn an jeder Stelle des Drahtes stossen Theile aneinander, in welchen die Spannung von links nach rechts hin allmählich kleiner wird, und so wird die Elektricität veranlasst, in der Richtung von links nach rechts zu fliessen. Es herrscht hier offenbar ein ähnliches Verhältniss, wie in einer Röhre, durch welche Wasser fliesst, wo gleichfalls der Druck des Wassers von dem einen nach dem andern Ende hin allmählich und gleichmässig abnimmt. Um diese Aehnlichkeit auszudrücken, wollen wir für die elektrischen Ströme einen Ausdruck benutzen, welcher von strömenden Flüssigkeiten hergenommen ist, und wollen die allmähliche Abnahme der Spannungen das elektrische Gefälle nennen.

Vergleichen wir zwei Drähte miteinander, welche bei gleicher Dicke ungleich lang sind, *ab* und *cd* (Fig. 42). Ist *ab* zwischen die Pole einer Kette eingeschaltet, so würde das Gefälle durch die schräge Linie *ef* dargestellt werden. Denken wir uns *ab* entfernt und *cd* zwischen die Pole derselben Kette eingeschaltet, so werden die Spannungen an den Enden dieselben sein, das Gefälle für den Draht *cd* wird durch die schräge Linie *gh* dargestellt werden können. Wie man sieht, verläuft für den kürzeren Draht die Linie viel steiler, das Ge-

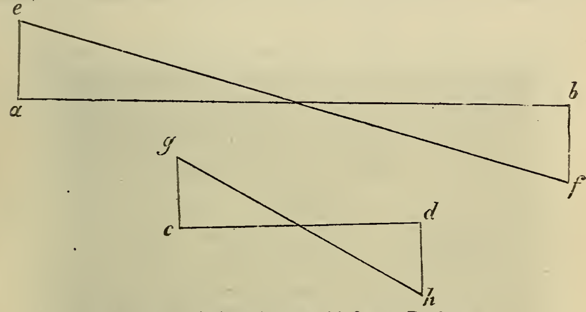


Fig. 42. Gefälle in verschiedenen Drähten.

fälle ist ein stärkeres, und die Strömung der Elektricität geht in diesem Drahte mit grösserer Geschwindigkeit vor sich. Nehmen wir nun an, die beiden Drähte *ab* und *cd* wären gleichzeitig mit den Polen der Kette verbunden, so werden auch in diesem Falle die Spannungen an ihren Enden gleich sein müssen, aber die Gefälle verschieden. Denken wir uns statt der beiden Drähte sehr viele einzelne Drähte, so gilt für alle diese dasselbe, und wenn die Drähte zu einem gemeinschaftlichen leitenden Körper zusammenschmelzen, so wird in dem Verhältniss der Gefälle im wesentlichen nichts geändert, wir können den ganzen Körper bestehend denken aus den einzelnen Drähten, auf deren jedem ein bestimmtes Gefälle herrscht, dessen Steilheit von

der Länge des betreffenden Drahtes abhängt. Diese Drähte sind aber nichts anderes als die Leitungsbahnen der elektrischen Strömung, von welchen wir an einer frühern Stelle gesprochen haben. Auch auf diesen Leitungsbahnen müssen bestimmte Gefälle vorhanden sein, und zwar um so steilere, je kürzer die Bahnen zwischen den Ein- und Austrittsstellen der elektrischen Strömung sind.

9. Kehren wir zu einem einfachen Drahte zurück, durch welchen ein Strom fliesst. Wenn wir zwei Punkte

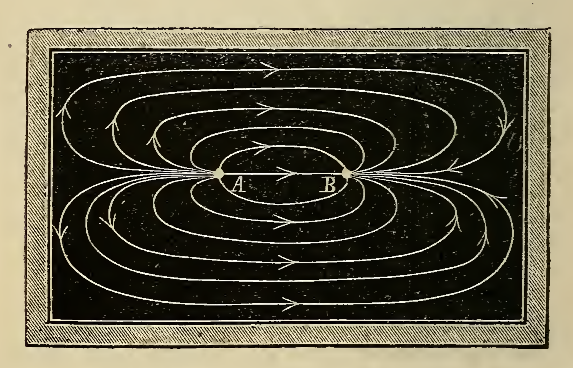


Fig. 43. Strombahnen in einem Leiter.

desselben mit zwei Elektrometern verbinden, so werden diese verschiedene Spannungen anzeigen; der Unterschied wird um so grösser sein, je weiter die beiden Punkte voneinander entfernt sind. Verbinden wir nun die Punkte durch einen gebogenen Draht, so müssen offenbar die verschiedenen Spannungen an den Berührungspunkten eine Störung der natürlichen Elektricitäten in dem angelegten Drahte bewirken, und infolge dessen eine elektrische Strömung von dem Punkte grösserer Spannung zu dem Punkte geringerer Spannung erzeugen. Ist in dem angelegten Draht ein Mul-

tiplicator eingeschaltet, so wird die Nadel desselben eine Ablenkung erfahren. Dasselbe gilt nun auch für einen unregelmässigen oder regelmässigen Leiter. Wenn sich in dem Körper *AB* (Fig. 43) die Elektricität in verschiedenen Leitungsbahnen bewegt, und wenn in zwei Punkten einer solchen Bahn, wie wir gesehen haben, verschiedene Spannung herrscht, so muss ein Strom entstehen, wenn wir einen gebogenen Draht mit seinen Enden an diese Punkte anlegen, und wenn der gebogene Draht einen Multiplicator enthält, so wird die Nadel abgelenkt werden. Dahingegen muss es auf zwei verschiedenen Leitungsbahnen immer Punkte geben, welche gleiche Spannung haben. Denn auf jeder solchen Bahn beginnt die Spannung mit einem gewissen positiven Werthe (bei *A*) und geht durch den Werth *0* hindurch zu einem gewissen negativen Werthe (bei *B*). Die Multiplicatornadel wird also in Ruhe bleiben müssen, wenn wir die beiden Enden des Multiplicatordrahts nicht an zwei Punkte verschiedener Spannung, sondern an zwei Punkte gleicher Spannung anlegen. Hierdurch sind wir also in den Stand gesetzt, bei einem jeden Körper, bei welchem elektrische Ströme in irgendeiner Weise sich bewegen, zu untersuchen, ob zwei Punkte gleiche oder ungleiche Spannung haben, und durch eine systematische Untersuchung dieser Art werden wir offenbar allmählich einen Einblick in die Form und Lage der Leitungsbahnen des betreffenden Körpers gewinnen.

ZEHNTES KAPITEL.

1. Ableitender Bogen; 2. Strömungscurven und Spannungscurven; 3. Ableitungsröhren; 4. Compensationsmethode zur Messung der Spannungsdifferenzen.

1. Legen wir in der Weise, wie es im vorigen Kapitel angegeben wurde, an irgendeinen von Strömen durchflossenen Leiter einen gekrümmten Draht mit seinen beiden Endpunkten an, so kann sich ein Theil der Ströme, welche im Leiter vorhanden sind, auch durch diesen Draht ergiessen. Wir leiten also gleichsam einen Theil der Strömung aus dem Körper ab, um ihn der Untersuchung zugänglich zu machen. Unter Umständen kann dies auf die Strömungsvorgänge in dem Leiter verändernd einwirken. Wir wollen jedoch annehmen, dass dies nicht der Fall sei, dass also die Spannungen an den berührten Punkten durch die Anlegung des Drahtes an den Leiter nicht wesentlich geändert werden.* Dann wird die Richtung und Stärke des Stromes, welcher in dem Leiter entsteht, nur von dem Unterschied der Spannungen an den berührten Punkten und von dem Widerstand des Drahtes abhängen.

Einen solcher Art an einen von Strömen durchflossenen Leiter angelegten Draht nennen wir einen

* Unter welchen Umständen diese Annahme zutrifft, kann hier nicht weiter erörtert werden; doch lassen sich die Einrichtungen derart treffen, dass es der Fall ist.

ableitenden Bogen, die Enden des Drahtes, mit denen er den zu untersuchenden Leiter berührt, die Fusspunkte des Bogens und die Entfernung der Fusspunkte voneinander seine Spannweite.

Auf die Beschaffenheit des Bogens kommt es im übrigen nicht an. Er kann aus einem oder mehrern Drähten zusammengesetzt sein, er kann feuchte Leiter enthalten oder nicht. Nur eine Bedingung muss erfüllt sein: Durch die Berührung des ableitenden Bogens mit dem zu untersuchenden Leiter müssen keine elektrischen Wirkungen entstehen. Nun haben wir schon oben gesehen, dass dies bei Anlegung metallischer Drähte an die feuchten thierischen Theile nicht zu vermeiden ist. Deswegen müssen also die Drahtenden des Bogens mit den oben beschriebenen Ableitungsgefässen von Zink (Fig. 38) verbunden werden. Die mit Kochsalzlösung getränkten Thonschilder dieser Vorrichtung stellen dann die eigentlichen Fusspunkte des ableitenden Bogens vor. Ein so beschaffener Bogen, der an und für sich und durch seine Anlegung an den zu untersuchenden Leiter keine Ursache zur Stromentwickelung gibt, wird ein gleichartiger Bogen genannt.

Um eine vollständige Kenntniss von der Vertheilung der Spannungen in einem Leiter zu erlangen, müssten wir augenscheinlich alle Punkte desselben nach und nach mit den Fusspunkten des gleichartigen ableitenden Bogens berühren. Dies ist für die Oberfläche des Körpers leicht möglich; für das Innere schwer, häufig gar nicht ausführbar. Wir müssen uns daher mit der Untersuchung der Oberfläche begnügen, aber es lässt sich zeigen, dass aus der Untersuchung dieser Oberfläche werthvolle Schlüsse auf die Beschaffenheit des Innern gezogen werden können.

2. Zwei Fälle sind zu unterscheiden. Entweder ist der zu untersuchende Körper an und für sich elektrisch unwirksam und es werden ihm von aussen elektrische Ströme zugeführt, deren Vertheilung im Innern unter-

sucht werden soll. Oder aber im Innern des Körpers selbst sind elektromotorische Kräfte vorhanden und die dadurch hervorgerufenen Strömungen bilden den Gegenstand der Untersuchung. Das letztere ist der Fall, der uns bei den organischen Geweben vorliegt, insofern als wir schon gesehen haben, dass bei der Einschaltung derselben zwischen den Enden eines gleichartigen Bogens unter Umständen elektrische Wirkungen sich zeigen. Und dass in andern Fällen keine solche Wirkung

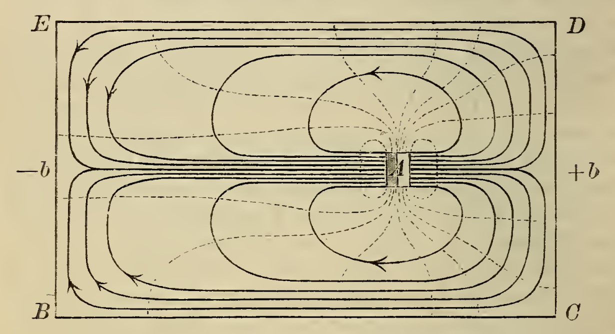


Fig. 44. Strömungscurven und Spannungscurven.

auftritt, wird uns nach den letzten Erörterungen erklärlich, wenn wir annehmen, dass dabei Stellen gleicher Spannung mit den Enden des Bogens in Berührung gekommen sind.

Sei *BCDE* (Fig. 44) ein Durchschnitt durch einen Körper, in welchem eine elektromotorische Kraft vorhanden ist. Der Einfachheit wegen wollen wir annehmen, der Körper sei ein regelmässiger Cylinder und die elektromotorische Kraft in seiner Achse gelegen, dann wird das, was wir für den gezeichneten Durchschnitt *BCDE* entwickeln, auch für jeden andern Durchschnitt gelten. Im Punkte *A* sei der Sitz der

elektromotorischen Kraft*, welche die positive Elektricität nach rechts und die negative Elektricität nach links hin in Bewegung setzt. Der ganze Körper wird dann mit Strömungsbahnen erfüllt sein. In dem Cylinder haben wir uns diese Bahnen natürlich flächenartig zu denken und erhalten so Strömungsflächen, welche einander zwiebelschalenartig umhüllen, und welche in unserm Durchschnitt sich als geschlossene Curven darstellen, die alle durch den Punkt A gehen. Sie sind in der Figur durch ausgezogene Linien dargestellt. Auf jeder dieser Bahnen herrscht, wie wir wissen, ein bestimmtes Gefälle, d. h. auf jeder derselben ist der Punkt dicht rechts neben A am stärksten positiv, die Spannung nimmt bis zur Mitte hin, wo sie 0 ist, allmählich ab, wird dann negativ und dicht links neben A ist die negative Spannung am grössten. Dies gilt für alle Curven oder Leitungsbahnen. Auf jeder derselben gibt es einen Punkt, wo die Spannung 0 ist, rechts von ihm, wo die Spannung $+ 1$ ist, noch weiter rechts einen, wo die Spannung $+ 2$ ist, bis zur grössten Spannung bei A, und ebenso gibt es auf jeder Curve links von dem Nullpunkte Punkte von der Spannung $- 1$, $- 2$ u. s. w. Verbinden wir nun alle Punkte gleicher Spannung miteinander, so erhalten wir ein zweites System von Curven, welche auf den Strömungscurven senkrecht stehen, und welche in unserer Figur durch punktirte Linien dargestellt sind. Wir haben eine Curve, welche alle Punkte der Spannung 0 verbindet, eine andere für die Spannung $+ 1$ u. s. f. Diese Curven mögen Spannungscurven oder isoelektrische Curven genannt werden. In dem Cylinder, dessen Durchschnitt hier gezeichnet ist, entsprechen

* Um für diese elektromotorische Kraft eine physikalische Unterlage zu haben, können wir uns denken der Cylinder bestehe aus einer Flüssigkeit, und im Punkte A sei ein Körper, welcher halb aus Zink, halb aus Kupfer besteht, angebracht.

diesen Curven offenbar gekrümmte Flächen, welche die vorher erwähnten Strömungsflächen durchschneiden, und welche Spannungsflächen oder isoelektrische Flächen heissen mögen. An der Oberfläche des Cylinders treten diese isoelektrischen Flächen zu Tage und schneiden die Oberfläche in krummen Linien, welche in unserm einfachen Falle lauter Parallelkreise sind, d. h. Kreise, die die Cylinderoberfläche parallel den Endflächen durchschneiden. Die isoelektrische Fläche von der Spannung 0 schneidet den Cylinder nahe seiner Mitte und theilt ihn in zwei ungleiche Hälften, von denen die rechte positiv, die linke negativ ist. Die andern isoelektrischen Curven schneiden die Cylinderfläche in Parallelkreisen und die isoelektrischen Curven grösster positiver und grösster negativer Spannung treffen die Oberfläche in den Mittelpunkten der Endflächen des Cylinders, welche in unserer Figur mit + *b* und — *b* bezeichnet sind.

So einfach wie in diesem Falle sind nun die Verhältnisse nicht immer. Wenn der betreffende Körper kein regelmässiger Cylinder ist, und wenn die elektromotorische Kraft nicht genau in der Achse ihren Sitz hat, ist die Anordnung der isoelektrischen Flächen eine verwickeltere. Immer aber ist der betreffende Körper von einem System ineinander geschachtelter Strömungsflächen erfüllt und ein System von isoelektrischen Flächen kann construirt werden, welche die Oberfläche des Körpers in irgendwelchen Curven schneiden. Auf jeder solchen Curve der Oberfläche, die einer isoelektrischen Fläche entspricht, herrscht immer dieselbe Spannung; auf zwei benachbarten solchen Curven sind die Spannungen verschieden. Berücksichtigen wir deshalb nur die Oberfläche, so können wir sagen, dass, wenn im Innern des Körpers eine elektromotorische Kraft vorhanden ist, dieser eine bestimmte Anordnung der Spannungen an der Oberfläche des Körpers entsprechen muss. Studiren wir diese Anordnung der Spannungen an der Oberfläche, so können wir daraus

Schlüsse auf den Sitz der elektromotorischen Kraft im Innern ziehen.

3. Die oben beschriebenen Ableitungsgefässe von Zink (Fig. 38) reichen für die Untersuchung nicht immer aus. Abgesehen davon, dass die Zwischenlagerung thierischer Theile zwischen die Bäusche nicht immer bequem auszuführen ist, gelingt es auch nicht, einzelne Punkte derselben mit den Bäuschen in Berührung zu bringen. Das ist ohne Bedeutung, wenn die isoelektrischen Curven einander parallel verlaufen, wie in dem von uns im §. 2 behandelten Falle, an der Mantelfläche des Cylinders. Es gelingt dann immer, die scharfe Kante der Thonschilder so an die Fläche anzulegen, dass alle mit derselben in Berührung kommenden Punkte derselben isoelektrischen Curve angehören. Anders ist dies schon bei der Untersuchung der Endflächen dieses Cylinders. An diesen bilden die isoelektrischen Curven concentrische Kreise. In solchen Fällen ist es unerlasslich, die theoretische Forderung, dass der ableitende Bogen den zu untersuchenden Leiter in zwei Punkten berühre, etwas genauer zur Ausführung zu bringen. Zu diesem Behuf wendet man dann eine andere Art von Ableitungsgefässen an, welche von du Bois-Reymond sowol zu diesem Zweck als auch zur Zuleitung von Strömen, in Fällen, wo es auf Vermeidung der elektrischen Polarisation ankommt, angegeben wurden. Diese, gewöhnlich als „unpolarisirbare Elektroden" bezeichnete Vorrichtung ist in Fig. 45 dargestellt. Auf dem Stativ A ist die etwas plattgedrückte Glasröhre a befestigt. Das Gelenk e und die Verschiebung an der Säule h gestatten, der Glasröhre jede wünschenswerthe Lage zu geben. In dieser Röhre steckt ein amalgamirter Zinkblechstreifen b, der mittels eines Drahts mit dem Multiplicator verbunden werden kann. Das Glasrohr ist unten geschlossen durch einen Stopfen von plastischem, mit verdünnter Kochsalzlösung angerührtem Thon, dessen hervorragenden Theil man in eine Spitze formen

kann, welche den zu untersuchenden Leiter in möglichst geringer Ausdehnung berührt. Der Raum der Glasröhre wird mit concentrirter Lösung von Zinkvitriol gefüllt und so die unpolarisirbare und gleichartige Leitung zwischen dem Zinkstreif und der Thonspitze hergestellt. Ein zweiter, ganz gleicher Apparat (in der Figur nur theilweise dargestellt) besorgt die Ableitung von dem andern Punkte des Leiters.

Mit welcher Art von Ableitungsvorrichtung man auch arbeiten möge, immer wird die Entscheidung, ob die beiden mit den Fusspunkten des ableitenden Bogens

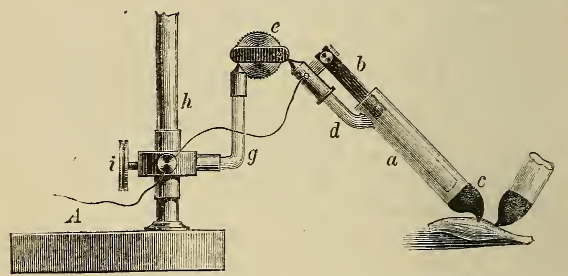


Fig. 45. Ableitungsröhren von du Bois-Reymond.

berührten Punkte gleiche oder ungleiche Spannung haben, um so genauer ausfallen, je empfindlicher der in den ableitenden Bogen eingeschaltete Multiplicator ist. Indem wir den zu untersuchenden Körper nach und nach mit den verschiedenen Punkten seiner Oberfläche auf die Bäusche der oben beschriebenen Ableitungsgefässe (s. Kap. IX, §. 5) auflegen oder mit den Spitzen der eben erwähnten Ableitungsröhren berühren, erkennen wir, welche Punkte gleiche Spannung haben (denn in diesem Falle darf der Multiplicator keine Ablenkung zeigen), oder bei ungleicher Spannung der berührten Punkte, welchem derselben die grössere positive Spannung zukommt. Denn von diesem letztern Punkte her muss ein Strom durch den Multiplicator

zu dem Punkte geringerer positiver (oder, was dasselbe ist, grösserer negativer) Spannung fliessen, was wir aus der Richtung der Ablenkung am Multiplicator erkennen. Um aber die Lage der isoelektrischen Curven ganz vollständig zu übersehen, müssten wir auch noch die absolute Grösse der elektrischen Spannungen an jedem Punkte kennen. Statt dessen genügt es aber, die Differenz der Spannungen zwischen je zwei Punkten zu bestimmen, und dazu gibt es sehr genaue und zuverlässige Methoden.*

4. Die Berechnung dieser Differenzen aus der Grösse der Ablenkung am Multiplicator würde aus Gründen, die wir hier nicht weiter erörtern können, unbequem und ungenau sein. Dagegen können wir jene Differenzen mit Hülfe eines Verfahrens, welches von Poggendorff ersonnen und von du Bois-Reymond verbessert wurde, mit jeder wünschenswerthen Schärfe messen.

Will man die Schwere irgendeines Körpers bestimmen, so legt man ihn auf eine Wagschale und legt auf die andere so lange Gewichte, bis die Wage wieder im Gleichgewicht ist. Da in diesem Falle die beiden Gewichte in ihren Wirkungen auf den Wagbalken sich gegenseitig aufheben, so müssen sie einander gleich sein. Dieses allgemein bekannte Princip ist aber einer bedeutenden Verallgemeinerung fähig. Wir wollen z. B. die Anziehung bestimmen, welche ein Magnet auf ein Stück Eisen ausübt. Wir hängen das Eisen an das eine Ende des Wagbalkens und an das andere Gewichte, bis der Wagbalken wieder im Gleichgewicht ist. Nun legen wir den Magneten unter das Eisen; durch die magnetische Anziehung wird das Gleichgewicht gestört, und wir müssen am andern Ende des Wagbalkens Gewichte hinzufügen, um es wieder herzustellen. Die Grösse der dazu erforderlichen Gewichte ist dann offen-

* S. Anmerkungen und Zusätze Nr. 10.

bar ein Maass für die Anziehungskraft zwischen Magnet und Eisen.

In unserm Falle haben wir eine gewisse Ablenkung am Multiplicator als Folge des Unterschiedes der Spannungen an den Fusspunkten des ableitenden Bogens. Diesen Unterschied wünschen wir zu messen. Können wir durch irgendeine Wirkung die Ablenkung des Multiplicators in entgegengesetztem Sinne beeinflussen und zwar gerade so stark, dass der Multiplicator eben gerade keine Ablenkung mehr zeigt, so müssen die beiden Wirkungen einander gleich sein, und die eine kann als Maass der andern dienen.

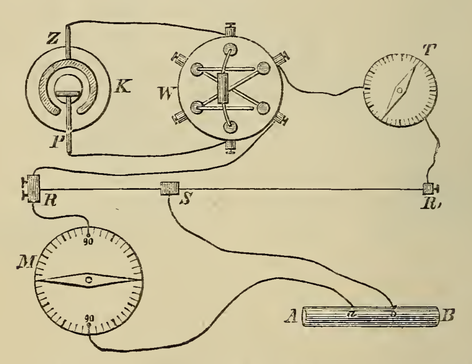


Fig. 46. Messung von Spannungsdifferenzen durch Compensation.

Ein Verfahren, wie es in diesen Beispielen angedeutet worden, bezeichnet man als **Messung durch Compensation**. Um es auf den vorliegenden Fall anzuwenden, hebt man die Wirkung der einen Spannungsdifferenz durch die einer andern Spannungsdifferenz auf, welche man beliebig verändern kann. Dazu gibt das früher schon beschriebene Rheochord ein bequemes Mittel ab.

Sei RR' (Fig. 46) ein geradlinig ausgespannter Draht (die Rheochordsaite), durch welchen von der Kette K

ein Strom geleitet wird. W bedeutet eine Vorrichtung, mittels deren der Strom dieser Kette nach Belieben in der Richtung von R nach R' oder in umgekehrter Richtung geleitet werden kann. T ist ein Multiplicator, durch dessen Ablenkungen wir uns überzeugen können, dass der Strom dieser Kette in seiner Stärke constant bleibt. Die übrigen in der Figur angegebenen Theile wollen wir vorderhand noch als nicht vorhanden betrachten. Nach dem, was wir früher gesehen haben (Kap. IX, §. 7), muss auf der Rheochordsaite ein bestimmtes elektrisches Gefälle bestehen; nehmen wir an, der Strom gehe von R' nach R, die Spannung in R sei gleich Null und nehme nach R' hin zu. Diese Zunahme muss, da die Saite ganz gleichartig ist, ganz regelmässig erfolgen, das heisst, die Spannung irgendeines Punktes der Saite muss proportional sein der Entfernung dieses Punktes von R. Nun denken wir uns irgendeinen zu untersuchenden Körper AB, in dessen Innerm eine elektromotorische Kraft steckt. Zwei Punkte der Oberfläche, a und b, haben infolge dessen verschiedene Spannungen, deren Differenz gemessen werden soll. Wir verbinden a durch einen Draht unter Einschaltung eines möglichst empfindlichen Multiplicators mit R, b verbinden wir durch einen Draht mit einem Schieber S, welcher auf der Rheochordsaite gleitet. Auf den Multiplicator wirken nun zwei Spannungsdifferenzen. Erstens die Spannungsdifferenz zwischen den Rheochordpunkten R und S, zweitens die Spannungsdifferenz zwischen den Punkten a und b. Hat b eine grössere positive Spannung als a, so wirken beide Spannungsdifferenzen in entgegengesetztem Sinne.* Da wir nun durch Verschiebung von S die Spannungsdifferenz zwischen R und S verändern können, so lässt sich eine Stellung des Schiebers finden, wo die beiden

* Hätte a eine grössere positive Spannung als b, so müsste man die Richtung des Stromes im Rheochord umkehren. Darum ist der Stromwender W eingeschaltet.

Wirkungen sich gerade compensiren, d. h. wo der Multiplicator gar keine Ablenkung zeigt. Es ist dann offenbar

$$\underset{\text{Spannungsdifferenz der beiden Rheochordpunkte.}}{S - R} \quad - \quad \underset{\text{Spannungsdifferenz der beiden Leiterpunkte.}}{b - a} \quad = 0$$

$$\text{oder } S - R = b - a$$

das heisst: die Differenz der Spannungen zwischen b und a ist gleich der Differenz der Spannungen zwischen

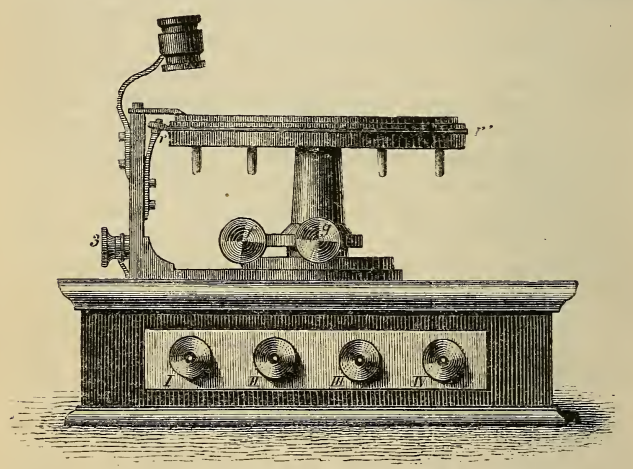


Fig. 47. **Runder Compensator von du Bois-Reymond.**

S und R. Letztere aber ist in Millimetern ausgedrückt, und jeder Millimeter bedeutet bei einem bestimmten Rheochorddraht und einer bestimmten Stärke des durch ihn geleiteten Stromes eine bestimmte constante Grösse.

Zur bequemen Ausführung solcher Messungen hat du Bois-Reymond einen „runden Compensator“ (Fig. 47) angegeben, bei welchem der Rheochorddraht rr' auf dem Umfang einer kreisrunden Scheibe von Hartkaut-

schuk angebracht ist. Anfang und Ende des Drahtes stehen mit den Klemmen *I* und *II* in Verbindung; vom Anfang geht ausserdem ein Draht zur Klemme *IV*.

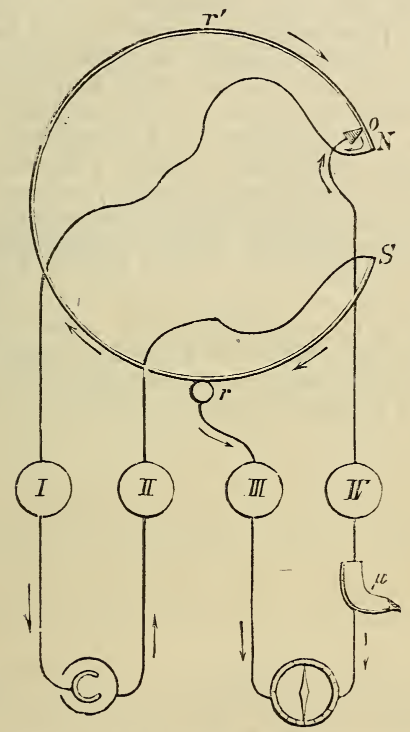


Fig. 48. Schema einer elektrischen Maassbestimmung mit dem runden Compensator.

Die Klemme *III* ist mit dem Röllchen *r* in Verbindung, welches durch Federkraft gegen den Draht angepresst wird und die Stelle des Schiebers vertritt. Indem man die Scheibe dreht, wird die Länge des eingeschalteten Rheochordantheils verändert.

Die ganze Anordnung wird durch Fig. 48 noch deutlicher werden, welche zugleich als ein Schema der Versuche an Muskeln und Nerven dienen kann, zu deren Betrachtung wir jetzt übergehen. *Nr' rS* ist der kreisrunde Rheochorddraht, durch den der Strom der „Messkette“ in der Richtung der Pfeile fliesst. μ ist ein Muskel, dessen zwei mit dem Multiplicator verbundene Oberflächenpunkte einen Strom geben, welcher durch den vom Rheochord in den Punkten *r* und *o* abgezweigten Stromantheil gerade compensirt wird. Die Länge *or* des Rheocharddrahtes, bei welcher dies geschieht, gibt die Differenz der Spannungen der abgeleiteten Muskelpunkte in dem festgesetzten Maass („Compensatorgrade“) an. Diese Länge wird gefunden, indem man die runde Scheibe und damit den Platindraht dreht, bis der Multiplicator keine Ablenkung mehr zeigt. Mit Hülfe der Lupe kann man die eingeschaltete Drahtlänge vom Anfangspunkt *o* bis zur Rolle *r* auf einer Kreistheilung ablesen.

ELFTES KAPITEL.

1. Das regelmässige Muskelprisma; 2. Ströme und Spannungen am Muskelprisma; 3. Muskelrhombus; 4. Unregelmässige Muskelrhomben; 5. Strom des Gastroknemius.

1. Wir beginnen die Untersuchung der elektrischen Erscheinungen an thierischen Geweben mit den Muskeln und zwar wollen wir zunächst nur einzelne ausgeschnittene Muskeln prüfen. Auch diese geben aber zum Theil so verwickelte Erscheinungen, dass es gut sein wird, von einem verhältnissmässig einfachen Fall auszugehen. Wenn dieser nicht gerade ein natürlich gegebener ist, sondern wenn wir den Muskel zum Zweck der vorliegenden Untersuchung künstlich hergerichtet anwenden, so wird sich das durch die Erleichterung, welche es dem Verständniss auch der später zu betrachtenden verwickelten Fälle bietet, hinlänglich rechtfertigen.

Wir nehmen einen regelmässigen, parallelfaserigen Muskel und schneiden aus demselben durch zwei glatte, senkrecht auf die Faserrichtung geführte Schnitte ein Stück heraus. Ein solches Stück wollen wir ein r e g e l m ä s s i g e s M u s k e l p r i s m a nennen. Es ist je nach der Form des Muskels, den wir benutzen, drehrund, oder mehr oval, oder platt bandförmig; darauf kommt es nicht an, ebenso wenig auf seine Länge oder Dicke. Wesentlich ist nur, dass alle Muskelfasern untereinander parallel sind und dass die beiden Schnitte senkrecht

auf diese Richtung geführt sind. Ein Schema eines solchen regelmässigen Muskelprismas stellt Fig. 49 dar. Die wagerechten Streifen stellen die einzelnen Faserbündel dar. Die Mantelfläche des Prismas, welche also der Oberfläche der Faser entspricht, nennen wir den Längsschnitt des Prismas, die senkrecht darauf stehenden Endflächen die Querschnitte des Muskelprismas. Die senkrecht auf die Faserrichtung verlaufenden Linien sind Spannungscurven, wie wir gleich sehen werden.

An einem solchen regelmässigen Muskelprisma zeigt sich nun eine sehr einfache Vertheilung der Spannungen. Alle Spannungslinien oder isoelektrischen Curven laufen an der Oberfläche den Querschnitten parallel. In

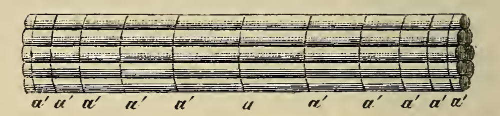


Fig. 49. Regelmässiges Muskelprisma.

der Mitte verläuft eine Linie rund um das Muskelprisma, welche dasselbe in zwei symmetrische Hälften zerlegt. Wir nennen sie den Aequator. An ihr herrscht die grösste positive Spannung, welche überhaupt an der Oberfläche zu finden ist. Jeder Punkt des Aequators hat eine grössere positive Spannung, als irgendein anderer Punkt des Längs- oder Querschnittes. Vom Aequator nach beiden Seiten hin nehmen auf dem Längsschnitt die positiven Spannungen allmählich und zwar nach beiden Seiten hin gleichmässig ab, bis sie an der Grenze zwischen Längsschnitt und Querschnitt 0 werden.

An den Querschnitten selbst ist die Spannung überall negativ, aber in der Mitte derselben herrscht die grösste negative Spannung und nimmt regelmässig nach den Grenzen des Längsschnittes hin ab.

2. Aus dieser Vertheilung der Spannungen kann leicht abgeleitet werden, welche Erscheinungen ein Muskel zeigen wird, wenn wir ihn zwischen die Bäusche der oben beschriebenen Ableitungsgefässe, oder zwischen die Ableitungsröhren einschalten, welche die Fusspunkte des ableitenden Bogens darstellen. Wir werden offenbar keinen Strom erhalten, wenn zwei Punkte des Aequators oder zwei Punkte einer beliebigen Spannungscurve abgeleitet werden. Aber wir werden auch keinen Strom erhalten, wenn zwei verschiedene zu beiden

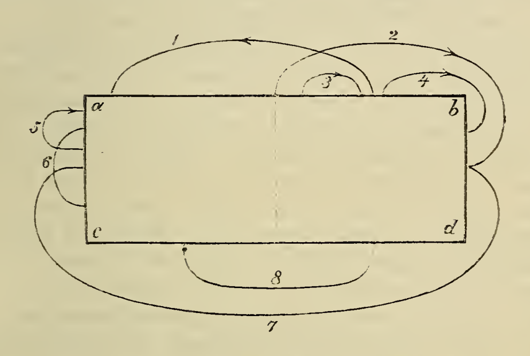


Fig. 59. Ströme des Muskelprismas.

Seiten des Aequators gelegene Punkte miteinander verbunden werden, falls diese Punkte gleich weit vom Aequator abstehen. Ebenso wenig werden wir einen Strom bekommen, wenn die beiden Querschnitte an die Bäusche angelegt werden; dagegen müssen wir einen Strom beobachten, sobald irgendein Punkt des Längsschnitts und irgendein Punkt eines der Querschnitte verbunden werden, oder wenn zwei Punkte des Längsschnitts, welche ungleichweit vom Aequator entfernt sind, die Bäusche berühren, oder endlich wenn zwei Punkte eines und desselben oder auch der beiden Querschnitte miteinander verbunden werden, welche ungleich-

weit von den Mittelpunkten entfernt sind. Die stärksten Ströme werden wir erhalten, wenn wir einen Punkt des Aequators mit dem Mittelpunkt eines Querschnitts verbinden; schwächere Ströme bei Verbindung zweier unsymmetrischer Punkte des Längsschnittes oder zweier unsymmetrischer Punkte der Querschnitte. Alle diese Fälle sind in Fig. 50 dargestellt. Das Rechteck *abcd* stellt einen Schnitt durch das Muskelprisma dar; *ab* und *cd* sind die Durchschnitte durch den Längsschnitt, *ac* und *bd* sind die Durchschnitte durch die Querschnitte. Die gebogenen Linien stellen die ableitenden Bogen und die Pfeile die Richtung der in diesem entstehenden Ströme vor. Bei den Bogen 6, 7, 8, welche symmetrische Punkte verbinden, entsteht gar kein Strom.

Die Spannungen nehmen übrigens am Längsschnitt nicht gleichmässig ab, sondern von dem Aequator nach den Enden hin immer schneller. Wenn wir daher diejenigen isoelektrischen Curven aufsuchen, deren Spannungen um eine bestimmte Grösse voneinander verschieden sind, so stehen diese in der Mitte des Muskelprismas voneinander entfernt, rücken aber immer näher aneinander, je weiter wir uns der Querschnittsgrenze nähern. Stellen wir für eine Längsschnittseite die an jedem Punkte vorhandene Spannung durch die Höhe einer geraden Linie dar, die senkrecht auf der Längsschnittseite errichtet wird, so ist die Verbindungscurve der Köpfe dieser Linien deshalb in der Mitte des Längsschnittes flach und fällt gegen die Querschnittsgrenze hin steil ab. Etwas Aehnliches findet am Querschnitt statt, wo gleichfalls gegen die Längsschnittsgrenze hin die Spannungscurven für gleiche Spannungsdifferenzen näher zusammenstehen als in der Mitte. Bei gleicher Entfernung der Fusspunkte des ableitenden Bogens sind daher die Ströme sowol am Längsschnitt wie am Querschnitt um so stärker, je näher an der Grenze zwischen Längsschnitt und Querschnitt untersucht wird. Um diese Verhältnisse zu übersehen, dient Figur 51, die bei *A* die Spannungen an einer Längs-

schnittseite, und an einer Querschnittsseite des in Fig. 50 dargestellten Durchschnitts darstellt, während bei *B* die Spannungscurven an einem Querschnitt selbst dargestellt sind. Letztere sind, wenn das Muskelprisma drehrund gedacht wird, concentrische Kreise. Um die Richtung und Stärke des Stromes zu beurtheilen, welche bei Anlegung eines leitenden Bogens an zwei beliebigen Punkten des Muskelprismas entsteht, hat man nur nöthig die Differenz der Spannungen an den Fusspunkten des Bogens zu bestimmen und dabei zu beachten, dass für den Fall, wo an einem dieser Punkte positive, am

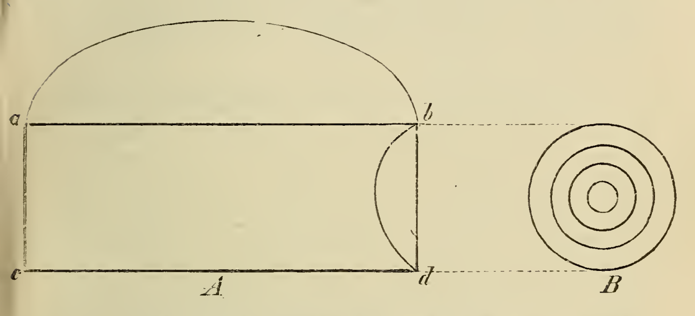


Fig. 51. Spannungen am Längsschnitt und am Querschnitt des regelmässigen Muskelprismas.

andern aber negative Spannung herrscht, der Strom stets von dem positiven Punkte durch den Bogen zum negativen gerichtet ist; für den Fall aber, dass beide Fusspunkte positiv oder beide negativ sind, der Strom im Bogen von dem positivern Punkte zum weniger positiven oder von dem weniger negativen zum negativern Punkte geht. Aus den Curven der Figur 51 *A* und *B*, welche die Spannungen angeben, lassen sich daher die Ströme, welche in Fig. 50 angedeutet sind, leicht ableiten.

3. Nehmen wir wieder einen parallelfaserigen Muskel

und schneiden aus demselben ein Stück heraus, aber so, dass die Querschnitte nicht senkrecht auf die Richtung der Fasern, sondern schräg gegen dieselbe geneigt sind. Ein solches Stück wollen wir einen Muskelrhombus nennen, und zwar einen regelmässigen Muskelrhombus, wenn die Querschnitte einander parallel sind, sonst aber einen unregelmässigen Muskelrhombus. An einem solchen Muskelrhombus ist die Vertheilung der Spannungen und die daraus folgende Form der isoelektrischen Curven eine viel verwickeltere als an den Muskelprismen. Die isoelektrischen Curven laufen hier nicht, wie bei dem Muskelprisma, einander parallel, sondern haben eine zuweilen sehr verwickelte Form.

Zwar bleibt auch in diesem Falle der grosse Gegensatz zwischen Längsschnitt oder Mantelfläche des Rhombus und den Querschnitten bestehen. Erstere sind immer positiv und letztere negativ. Aber am Längsschnitt sowol wie am Querschnitt macht sich ein Gegensatz zwischen den stumpfen und den spitzen Ecken bemerklich. An den stumpfen Ecken des Längsschnitts ist die positive Spannung grösser als an den spitzen Ecken, und ebenso ist an den spitzen Ecken des Querschnitts die negative Spannung grösser als an den stumpfen. Am regelmässigen Muskelrhombus entsteht infolge dessen eine eigenthümliche Verschiebung der Spannungscurven, von denen Fig. 52 eine Vorstellung zu geben sucht. Stellen wir uns vor, der Muskel, aus welchem wir den Rhombus geschnitten haben, sei cylindrisch gewesen. Dann werden die beiden Querschnitte Ellipsen darstellen, und zwar bei einem regelmässigen Muskelrhombus zwei gleiche Ellipsen. Ein durch die langen Achsen dieser beiden Ellipsen gelegter Schnitt stellt dann ein ungleichseitiges Parallelogramm mit zwei stumpfen und zwei spitzen Ecken (Rhomboid) vor. Unsere Figur zeigt einen solchen Durchschnitt. ab und cd entsprechen darin dem Längsschnitt, ac und bd den Querschnitten. Letztere sind identisch mit den

langen Achsen der wirklichen Querschnitte. Auf den Längsschnittseiten finden wir nun die grössten positiven Spannungen nicht mehr in der Mitte, sondern nach den stumpfen Ecken hin verschoben, bei *e* und *e'*. Die Spannungen fallen von da nach den stumpfen Ecken hin sehr steil, nach den spitzen Ecken hin allmählich ab. Auf den Querschnitten finden wir die grösste negative Spannung in der Nähe der spitzen Ecken; der Abfall ist nach den spitzen Ecken hin ein sehr steiler, nach den stumpfen Ecken hin ein allmählicher.

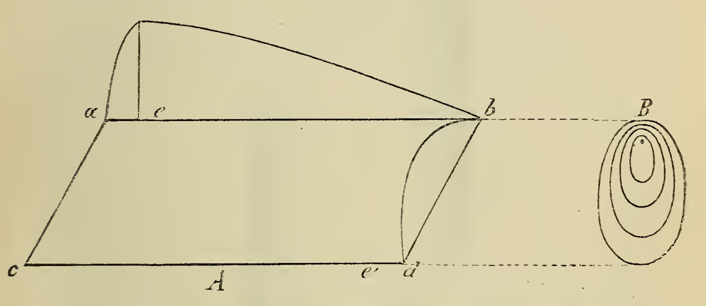


Fig. 52. Spannungen an einem regelmässigen Muskelrhombus.

Die isoelektrischen Curven eines solchen regelmässigen Muskelrhombus haben auf den Querschnitten die Gestalt von Ellipsen, deren einer Pol mit dem einen Brennpunkt der Querschnittsgrenze in der Nähe der spitzen Ecke zusammenfällt. Am Längsschnitt sind es gewundene Linien, welche schräg um den Cylindermantel herumlaufen. Der elektromotorische Aequator, welcher die Punkte grösster positiver Spannung verbindet, stellt eine gewundene Linie vor, die den Rhombus in zwei symmetrische Hälften theilt.

Denken wir uns durch einen solchen regelmässigen Muskelrhombus eine Ebene durch die kleinen Achsen der elliptischen Querschnitte gelegt, so erhalten wir

die Figur eines Rechtecks. Die in einem solchen Schnitt liegenden Muskelfasern sind alle in gleicher Weise abgeschnitten und verhalten sich alle gleichartig. Deshalb liegt auch auf einem solchen Schnitt die grösste

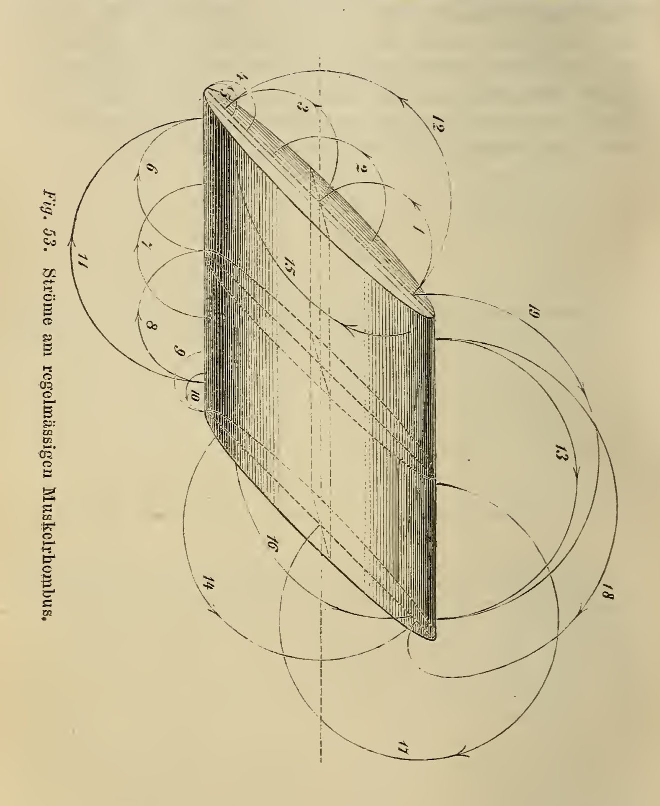


Fig. 53. Ströme am regelmässigen Muskelrhombus.

Spannung am Längsschnitt sowol wie am Querschnitt in der Mitte und wir finden hier genau dieselben Anordnungen der Spannungen wie beim Muskelprisma.

Nach dem Gesagten wird es leicht sein, die Richtung

und Stärke der Ströme, welche bei Verbindung irgendwelcher Punkte eines Muskelrhombus durch einen angelegten Bogen entstehen, abzuleiten. Fig. 53 gibt eine Darstellung derselben. Die Richtung der Ströme in dem angelegten Bogen ist überall durch die Pfeile angedeutet; wo kein Pfeil ist, da verbindet der Bogen zwei Punkte gleicher Spannung, da besteht also kein Strom (Bogen 4 und 9). Die Ströme gehen überall von der stumpfen nach der spitzen Ecke hin durch den angelegten Bogen, nur bei Bogen 5 und 10 ist die Richtung umgekehrt.

4. Die Erscheinungen an unregelmässigen Muskelrhomben unterscheiden sich nicht wesentlich von den eben geschilderten; nur dass hier die Symmetrie in der Anordnung der Spannungen fehlt. Gehen wir nun über zur Betrachtung unregelmässig gefaserter Muskeln, so leuchtet ein, dass jeder Schnitt, welchen wir anlegen, immer einen Theil der Fasern schräg treffen muss, dass wir also die eben erörterten Verhältnisse stets im Auge behalten müssen, um die zuweilen sehr verwickelten Erscheinungen zu verstehen. Ohne uns nun zu sehr in Einzelheiten zu vertiefen, brauchen wir nur zu sagen, dass bei allen Muskeln dasselbe Grundgesetz sich bestätigt, überall ist der Längsschnitt positiv gegen den Querschnitt, und überall ist am Längsschnitt ein Punkt oder eine Linie am positivsten, am Querschnitt ein Punkt am negativsten, sodass also in den angelegten Bögen Ströme von Längsschnitt zu Querschnitt und schwächere Ströme zwischen Punkten des Längsschnitts unter sich und zwischen Punkten des Querschnitts unter sich entstehen. Die Lage dieser positivsten und negativsten Punkte richtet sich nach den Winkeln, welche die Fasern mit den Querschnitten machen, und kann nach den im vorigen Paragraphen gegebenen Regeln über den Einfluss des schrägen Querschnitts gefunden werden.

Unter den vielen Muskeln des Thierkörpers nimmt

einer unsere besondere Aufmerksamkeit in Anspruch weil er aus rein praktischen Gründen am häufigsten zu physiologischen Versuchen gebraucht wird, nämlich der Wadenmuskel (*Musculus gastrocnemius*). Er ist leicht zu präpariren, auch im Zusammenhang mit seinem Nerven, was aus später zu erörternden Gründen sehr wichtig ist. Er gibt, wie wir gleich sehen werden, einen kräftigen Strom, bleibt sehr lange wirkungsfähig, kurz er hat eine Reihe von Vorzügen, die uns schon beim Studium der Muskelthätigkeit wie bei dem über Nervenerregung veranlassten, ihn fast ausschliesslich zu benutzen. Da nun aber dieser Muskel einen sehr verwickelten Bau hat, ist seine elektrische Wirksamkeit gar nicht leicht zu verstehen. Wir müssen sie jedoch, wenigstens in ihren Grundzügen erörtern, da wir den Muskel noch zu wichtigen Versuchen gebrauchen.

Um diese Wirkung zu verstehen, müssen wir die Bemerkung vorausschicken, dass es nicht unbedingt nothwendig ist, aus einem Muskel Stücke herauszuschneiden, sondern dass auch ganze Muskeln Ströme liefern können. Als wir von dem Muskelprisma und dem Muskelrhombus handelten, stellten wir uns zunächst vor, dass Stücke aus einem parallelfaserigen Muskel herausgeschnitten waren. Solche Schnitte waren an ihrem Längsschnitt noch von der Muskelscheide (*Perimysium*) bekleidet, der Längsschnitt entsprach der natürlichen Oberfläche des Muskels. Die Querschnitte aber waren in der Muskelsubstanz selbst angelegt, legten das Innere derselben bloss. Solche Querschnitte können wir also als künstliche bezeichnen, während die Längsschnitte jener Muskelprismen und Muskelrhomben natürliche waren. Wir können aber auch künstliche Längsschnitte darstellen, indem wir Muskeln in der Richtung ihrer Fasern spalten, und wir können von natürlichen Querschnitten sprechen, worunter wir die noch von der Sehnensubstanz bekleideten natürlichen Enden der Muskelfasern verstehen. Nun verhalten sich die künstlichen Längs-

schnitte ganz wie die natürlichen und die natürlichen Querschnitte wie die künstlichen.* Es ist daher immer möglich, von einem unversehrten Muskel Ströme zu erhalten, ganz in der gleichen Weise wie von den künstlich angefertigten Muskelprismen und Muskelrhomben.

5. Diesem Umstande, im unversehrten Zustande kräftige Ströme geben zu können, verdankt der Gastroknemius seine besondere Bedeutung. Wir können diesen Muskel im wesentlichen zu den gefiederten Muskeln rechnen; doch verhält er sich eigentlich nur gegen seine obere Sehne als solcher, gegen seine untere Sehne aber eher als ein halbgefiederter. Um seinen Bau zu verstehen, denke man sich zwei Sehnenblätter, ein oberes und ein unteres, durch schräg zwischen beiden ausgespannte Muskelfasern verbunden, sodass wir einen halbgefiederten Muskel hätten. Nun denke man sich das obere Sehnenblatt in der Mitte zusammengefaltet, wie man ein Blatt Papier faltet, und die beiden Blatthälften miteinander verwachsen. Wir haben dann ein oberes, im Innern des Muskels gelegenes Sehnenblatt, von welchem nach beiden Seiten hin Muskelfasern schräg abgehen; die untere Sehne aber ist durch jenes Zusammenfalten der obern gekrümmt worden, sodass der ganze Muskel die Gestalt einer der Länge nach gespaltenen Rübe erhält, dessen flache (dem Unterschenkelknochen zugewandte) Seite ganz von Muskelfasern gebildet wird und nur einen zarten Längsstreif als Andeutung der im Innern verborgenen Sehne zeigt, während die gewölbte Rückseite in ihren untern zwei Drittheilen von Sehnensubstanz bedeckt ist, die sich nach unten in die sogenannte Achillessehne fortsetzt.

Ein solcher Muskel hat, wie man sieht, von Natur einen schrägen Querschnitt, welcher eben durch jenen

* Ausnahmen von dieser Regel sollen später besprochen werden.

sehnigen Ueberzug dargestellt wird, und einen Längsschnitt, welcher die ganze flache und einen kleinen Theil der gewölbten Fläche einnimmt. Ein solcher Muskel kann daher schon ohne alle Präparation Ströme geben, und das ist gerade der Grund, warum wir ihn für eine grosse Reihe von Versuchen mit grossem Vortheil benutzen können.

Wenn wir nun diesen Bau des Gastroknemius berücksichtigen, wie er eben beschrieben worden, so erkennen wir an ihm einen natürlichen Längsschnitt (an der ganzen flachen und einem geringen obern Theil der

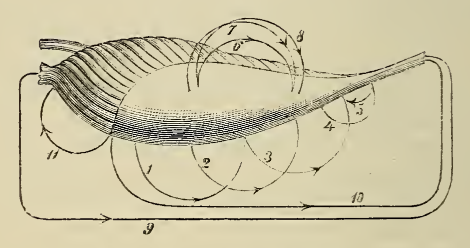


Fig. 54. Ströme des Gastroknemius.

gewölbten Oberfläche) und einen natürlichen schrägen Querschnitt (an dem grössern, untern Theil der gewölbten Oberfläche). Einen zweiten Querschnitt gibt es an diesem Muskel nicht, denn die obere Sehne ist ja im Innern des Muskels verborgen. Die Ströme, welche der Muskel bei Verbindung verschiedener Punkte seiner Oberfläche durch einen angelegten Bogen sendet, wie sie in Fig. 54 dargestellt sind, werden danach leicht verständlich sein. Vor allen Dingen ist zu beachten, dass bei Verbindung des obern und untern Endes dieses Muskels ein starker Strom entstehen muss, welcher im Bogen von dem obern nach dem untern Ende gerichtet ist. Das obere Ende muss stark posi-

tiv sein, denn es stellt die Mitte des Längsschnittes dar; das untere Ende muss stark negativ sein, denn es ist die spitze Ecke eines schrägen Querschnitts. Untereinander gleichartige Punkte, deren Verbindung gar keinen Strom gibt, kommen nur wenige vor. Der Bogen 4 in unserer Figur zeigt einen solchen Fall.

ZWÖLFTES KAPITEL.

1. Negative Schwankung des Muskelstromes; 2. Nur lebende Muskeln wirken elektrisch; 3. Parelektronomie; 4. Secundäre Zuckung und secundärer Tetanus; 5. Die Drüsen und ihre Ströme.

1. Der kräftige Strom, welchen ein unversehrter Gastroknemius liefert, setzt uns nun in den Stand, eine wichtige Frage zu stellen und zu beantworten: wie verhalten sich die elektrischen Erscheinungen der Muskeln während der Zusammenziehung? Wir haben nur nöthig, den Wadenmuskel mit seinem Nerven zu präpariren, den Muskel mit seinem obern und untern Ende zwischen die Bäusche der uns bekannten Ableitungsgefässe einzuschalten, den Nerven auf zwei Drähte zu legen, damit er durch Inductionsströme gereizt werden kann — dann muss es sich zeigen, ob die Thätigkeit des Muskels auf seine elektrische Wirksamkeit einen Einfluss hat oder nicht.

Um den Versuch auszuführen, denken wir uns den Wadenmuskel, wie Fig. 55 zeigt, zwischen die Bäusche der Ableitungsgefässe gebracht, und diese Bäusche etwas genähert, sodass die Anlagerungsstellen des Muskels, wenn dieser sich verkürzt, keine Verschiebung erleiden. Der mit dem Muskel herauspräparirte Nerv wird über zwei Drähte gelegt, die mit der secundären Spirale des Inductoriums verbunden sind. Ein zwischen der Spirale und dem Nerven eingeschalteter Schlüssel blendet

die Inductionsströme ab, sodass der Nerv nicht erregt wird. Nachdem alles geordnet, und der Multiplicator eine feste Ablenkung angenommen hat, welche je nach der Stärke des Muskelstromes grösser oder geringer ausfällt, wird der Schlüssel *S* geöffnet. Die Inductionsströme gehen durch den Nerven, der Muskel verkürzt sich. In demselben Augenblick sehen wir die Ablenkung des Multiplicators kleiner werden. Hören wir auf, den Nerven zu reizen, so wird die Multiplicatorablenkung wieder grösser, reizen wir von neuem, so wird sie wieder kleiner, und so fort, solange der Muskel noch kräftige Zusammenziehungen zeigt.

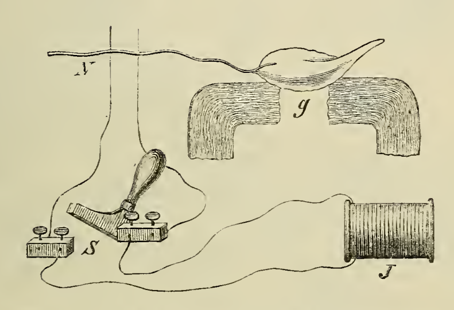


Fig. 55. Muskelstrom bei der Zusammenziehung.

Aus diesem Versuch geht also hervor, dass der Strom des Wadenmuskels während der Zusammenziehung schwächer wird. In besonders schlagender Weise können wir dies durch eine Abänderung des eben beschriebenen Versuchs zeigen. Nachdem der Muskel aufgelegt und eine Ablenkung des Multiplicators erfolgt ist, compensiren wir den Muskelstrom in der oben Kap. X, §. 4 angegebenen Weise. Durch den Multiplicator gehen also jetzt zwei gleiche, aber entgegengesetzt gerichtete Ströme, die einander aufheben, der Strom des Muskels und der Strom vom Compensator. Solange diese beiden Ströme gleich blei-

ben, kann keine Ablenkung des Multiplicators erfolgen. Wenn wir nun den Nerven reizen und der Muskel sich zusammenzieht, wird sein Strom schwächer; der vom Compensator gelieferte Strom erlangt dadurch das Uebergewicht und bewirkt eine Ablenkung, welche natürlich gerade die entgegengesetzte Richtung hat, wie die ursprünglich vom Muskel bewirkte.

Es lässt sich nun strenge beweisen, dass diese Aenderung in der Stärke des Muskelstromes wirklich von dem Act der Thätigkeit des Muskels abhängt und nicht durch zufällige Umstände bedingt ist. Es ist gleichgültig, durch welche Art von Reizung die Thätigkeit herbeigeführt wird. Statt der elektrischen Reizung können wir chemische, thermische oder sonstige Reize auf den Nerven wirken lassen, wir können den Muskel noch im Zusammenhang mit dem ganzen Nervensystem untersuchen und die Zusammenziehung durch Einwirkungen, welche vom Rückenmark und Gehirn ausgehen, bewirken, stets ist der Erfolg derselbe. Aber auch, wenn die Verkürzung des Muskels durch äussere Hindernisse ganz unmöglich gemacht wird, zeigt der gereizte Muskel ohne alle Gestaltveränderung doch diese Abnahme seiner Ströme, sobald in ihm durch die Reizung der Zustand der Thätigkeit entsteht. Wenn wir z. B. durch Einspannen des Muskels in eine passende Klemme dafür Sorge tragen, dass die Form des Muskels unverändert bleiben muss und den eingespannten Muskel zur Thätigkeit reizen, tritt jene Stromabnahme ebenso ein, wie bei der erstbeschriebenen Anordnung des Versuchs.

Von besonderm Interesse ist es, dass wir dieselbe Erscheinung auch an den Muskeln des lebenden unversehrten Menschen beobachten können. Dass die Muskeln lebender Thiere in ihrer gewöhnlichen Lage ebenso wie ausgeschnittene Muskeln elektrisch wirken können, ist sehr schwer nachzuweisen, dass aber bei der Zusammenziehung in ihnen ganz dieselben elektrischen Vorgänge stattfinden wie in den ausgeschnittenen,

das ist ganz sicher. Dies am Menschen nachzuweisen, gelingt nach E. du Bois-Reymond auf folgende Weise. Man verbindet die Enden des Multiplicatordrahts mit zwei mit Flüssigkeit gefüllten Gefässen und taucht die Zeigefinger der beiden Hände in diese Gefässe, wie Fig. 56 zeigt. Ein vor den Gefässen aufgestellter Stab dient zur sichern und ruhigen Haltung der Hände. In den

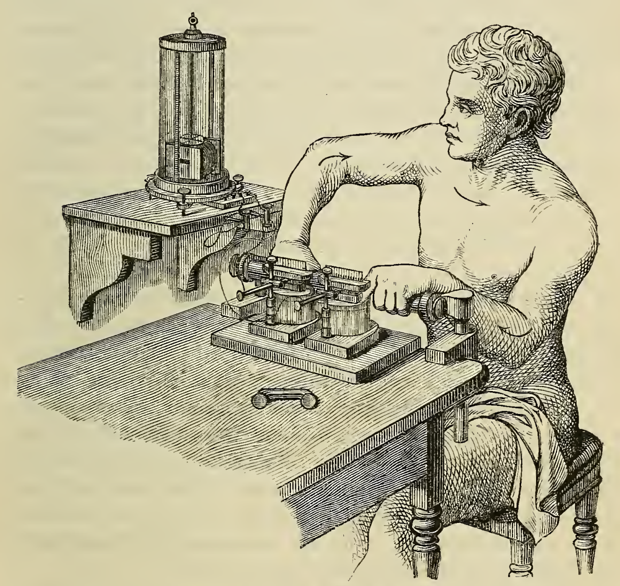


Fig. 56. Ablenkung der Magnetnadel durch den Willen.

Muskeln der beiden Arme und der Brust werden Ströme vorhanden sein, die sich im grossen und ganzen aufheben, da die Muskelgruppen symmetrisch angeordnet sind. Bleibt noch aus irgendwelchen Gründen ein Strom übrig, so kann man ihn in bekannter Weise compensiren. Wenn nun alles in dieser Weise angeordnet ist, und der Mensch zieht die Muskeln des einen

Arms kräftig zusammen, so erfolgt sofort eine Ablenkung des Multiplicators, welche einen in dem zusammengezogenen Arm von der Hand zur Schulter aufsteigenden Strom anzeigt. Werden die Muskeln des andern Arms zusammengezogen, so erfolgt die Ablenkung nach der entgegengesetzten Richtung. Wir können also allein durch unsern Willen einen elektrischen Strom erzeugen und die Magnetnadel in Bewegung versetzen.

Fassen wir alles Gesagte zusammen, so folgt daraus, dass während der Zusammenziehung des Muskels die in demselben wirksamen elektrischen Kräfte eine Veränderung erleiden, welche unabhängig von der Gestaltveränderung mit dem Act der Thätigkeit als solchem verknüpft ist. Da bei dieser Veränderung der in einem angelegten Bogen nachweisbare Strom schwächer wird, so hat man ihr den Namen „negative Schwankung des Muskelstromes“ beigelegt.

2. Die im vorigen Paragraphen nachgewiesene negative Schwankung des Muskelstromes bei der Zusammenziehung ist ein Beweis dafür, dass wir es bei den elektrischen Wirkungen der Muskeln nicht blos mit einer zufälligen physikalischen Erscheinung zu thun haben, sondern mit einer Wirkung, die zu der eigentlichen physiologischen Thätigkeit derselben in sehr naher Beziehung stehen muss. Eine solche Wirkung verdient daher noch genauer verfolgt zu werden, da sie möglicherweise zum Verständniss der Thätigkeit des Muskels beizutragen im Stande ist.

Wir können nun zunächst feststellen, dass alle Muskeln aller Thiere, soweit sie bisher untersucht wurden, gleichmässig dieselben elektrischen Wirkungen zeigen. Auch die glatten Muskeln wirken ebenso elektrisch, doch sind an ihnen die Erscheinungen weniger regelmässig, weil ihre Fasern nicht so regelmässig angeordnet sind wie die der quergestreiften Muskeln. Auch scheint die elektrische Wirksamkeit der glatten Muskelfasern etwas schwächer zu sein.

Weiter ist zu bemerken, dass die elektrische Wirksamkeit der Muskeln an ihre physiologische Leistungsfähigkeit gebunden ist. Wenn die Muskeln absterben, werden auch die elektrischen Erscheinungen schwächer und hören zuletzt, wenn die Todtenstarre eintritt, ganz auf. Muskeln, welche durch sehr starke Reize nicht mehr zu Zuckungen veranlasst werden, können wol noch Spuren elektrischer Wirkungen zeigen, aber diese verschwinden auch bald. Und die einmal verschwundene elektrische Wirksamkeit eines todtenstarr gewordenen Muskels kehrt unter keinen Umständen wieder.

Ist somit als erwiesen anzusehen, dass die elektrische Wirksamkeit der Muskeln an den Lebenszustand des Muskelgewebes gebunden ist, so können wir daraus doch nicht schliessen, dass diese Wirksamkeit nothwendig immer während des Lebens vorhanden sein müsse. Es wäre immerhin möglich, dass die zur Untersuchung der elektrischen Wirkungen nothwendigen Vorkehrungen (Blosslegen der Muskeln, Anlegen des Bogens u. dgl.) an dem lebenden Muskel Veränderungen hervorbringen, welche erst die elektrische Wirksamkeit bedingen. Um diese Frage zu entscheiden, wäre es nöthig, das Vorhandensein der elektrischen Wirkung womöglich am unversehrten lebenden Thier oder Menschen nachzuweisen. Wir haben schon die grossen Schwierigkeiten angedeutet, welchen dieser Nachweis begegnet. Je mannichfaltiger die Faserrichtung und die Lagerung der einzelnen Muskeln, welche in einem Körpertheil vorhanden sind, sich gestaltet, desto schwieriger wird es, vorauszusagen, wie die einzelnen Ströme vieler Muskeln sich zusammensetzen müssten. Dazu kommt aber noch, dass die Haut, durch welche hindurch die elektrischen Wirkungen beobachtet werden müssen, theils selbst elektrisch wirksam ist*, theils auf andere Weise den Nachweis der Muskel-

* Von diesen Hautströmen wird an einer spätern Stelle die Rede sein.

ströme erschwert. Berücksichtigt man nun alle diese Umstände, so muss man die Ueberzeugung gewinnen, dass die ganz unversehrten, in ihrer normalen Lage befindlichen Muskeln schon elektrisch wirksam sind. Dies ist zwar von verschiedenen Forschern zu wiederholten malen bestritten worden. Wenn wir uns dennoch dafür aussprechen, so leitet uns dabei die Erwägung, dass die Erklärung der Erscheinungen unter der Voraussetzung des Nichtvorhandenseins der elektromotorischen Gegensätze im unversehrten Muskel sehr gezwungene und verwickelte Annahmen nöthig macht, während die von uns vertretene Anschauung alle bekannten Thatsachen auf einfache und durchaus befriedigende Weise zu erklären vermag.

3. Auch ausgeschnittene, aber unversehrte Muskeln wirken häufig sehr schwach elektrisch, ja zuweilen in umgekehrter Richtung, d. h. der natürliche Querschnitt ist, statt negativ, positiv gegen den Längsschnitt. Besonders häufig findet man dieses Verhalten bei Muskeln von Fröschen, welche während des Lebens starker Kälte ausgesetzt waren. Es genügt aber, den von der Sehne bekleideten natürlichen Querschnitt durch irgendein Mittel zu entfernen, um sofort die gewöhnliche starke Wirkung hervorzurufen. Bei parallelfaserigen Muskeln ist es zuweilen nöthig, eine kurze Strecke von 1—2 mm. Länge vom Ende der Muskelfasern abzutragen, ehe man auf einen künstlichen Querschnitt stösst, der stark wirksam ist.

Diese Erscheinung, welche von E. du Bois-Reymond als Parelektronomie bezeichnet wird, d. h. als eine von den gewöhnlichen elektrischen Wirkungen der Muskeln abweichende, war die Veranlassung zu jener Deutung der elektrischen Erscheinungen, wonach der elektrische Gegensatz verschiedener Theile des Muskels im normalen Muskel nicht vorhanden sei, sondern erst durch die Blosslegung des Muskels entstehe. Die oben geschilderte Schwierigkeit des Nachweises der Muskel-

ströme am unversehrten Thier erleichterte diese Deutung. Doch ist die Beweiskraft der hierfür vorgebrachten Gründe nicht ausreichend, um an dem Vorhandensein der elektrischen Wirkungen in den unversehrten lebenden Muskeln zu zweifeln.

Für die physiologische Auffassung der Beziehungen dieser Wirkungen zu den übrigen Lebenseigenschaften ist übrigens diese Frage ohne wesentliche Bedeutung. Ob die einzelnen Theile der Oberfläche eines Muskels gleiche oder ungleiche Spannung haben, ist an sich unwesentlich. Wesentlich ist nur, ob im Innern des Muskels elektromotorische Kräfte vorhanden sind, und ob diese in Beziehung zu den physiologischen Leistungen des Muskels stehen. Für diese Frage wird aber vor allem die sogenannte „negative Schwankung" von Bedeutung sein, zu deren genauerer Erforschung wir nach dieser Abschweifung zurückkehren wollen.

4. Es ist nicht nöthig, den Muskel zu tetanisiren, um die negative Schwankung nachzuweisen. Bei hinlänglich empfindlichen Multiplicatoren genügt dazu eine einzelne Zuckung. Ohne Multiplicator aber lässt sich die negative Schwankung auf folgende Weise sehr schön nachweisen:

Auf einen, mit seinem Nerven präparirten Gastroknemius (Fig. 57), oder auch auf einen ganzen Schenkel *B* (Fig. 58), legt man den Nerven eines zweiten Gastroknemius oder Schenkels *A* so, dass ein Theil des Nerven die Sehne und ein anderer Theil die Muskelfaserfläche berührt. Der Nerv stellt dann eine Art von angelegtem Bogen dar, welcher negativen Querschnitt und positiven Längsschnitt verbindet, und ein Strom, welcher dem Spannungsunterschied der berührten Stellen entspricht, geht durch den Nerven.* Wenn

* Dieser Strom kann bei seinem Entstehen, das heisst beim plötzlichen Anlegen des Nerven, reizend auf den Nerven

man nun den Nerven des Muskels *B* reizt, sei es durch Schliessung oder Oeffnung eines Stromes, durch einen Inductionsschlag, durch Schnitt, Quetschung oder sonstwie, so sieht man den Muskel *A* auch zucken. Man nennt dies die „secundäre Zuckung". Ihre Erklärung ist leicht. Der Muskelstrom von *B* hat während seiner Zuckung eine negative Schwankung erlitten. Diese Schwankung erfolgte auch in dem Stromantheil, welcher durch den angelegten Nerven ging, und da jeder Nerv durch plötzliche Veränderungen in der Stromstärke gereizt wird, so erfolgte die secundäre Zuckung.

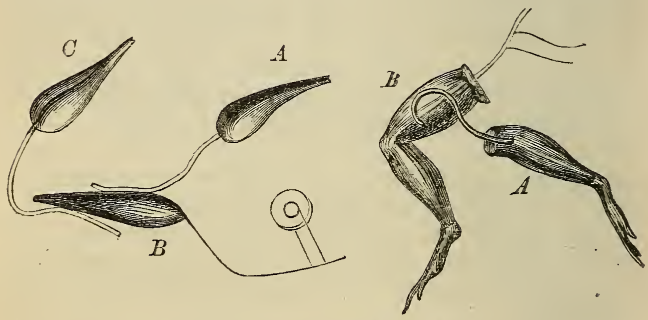


Fig. 57 und 58. Secundäre Zuckung.

Eine Abart dieses Versuchs ist sehr interessant. Das ausgeschnittene Herz eines Frosches schlägt noch längere Zeit fort. Legt man auf dasselbe den Nerven eines Muskels so, dass er Herzbasis und Herzspitze berührt, so zuckt der Muskel bei jedem Pulsschlag. Der Herzmuskel liefert hier den Muskelstrom, dessen negative Schwankung den angelegten Nerven reizt und die secundäre Zuckung bewirkt.

---

wirken und eine Zuckung des Muskels hervorrufen. Es ist dies die durch Volta, Humboldt u. a. berühmt gewordene „Zuckung ohne Metalle".

Legt man auf einen Muskel den Nerven eines andern so, dass kein merklicher Stromantheil durch ihn gehen kann (wie der Nerv des Muskels *C* in Fig. 58 zeigt), dann erfolgt in diesem Muskel auch keine secundäre Zuckung.

Reizt man den Nerven des ersten Muskels nicht blos ein mal, sondern so, dass der Muskel *B* in Tetanus verfällt, so geräth der Muskel *A* in secundären Tetanus. Dieser wichtige Versuch lehrt, dass in dem tetanisirten Muskel schnell aufeinanderfolgende Schwankungen der elektrischen Wirksamkeit stattfinden. Denn nur durch solche schnell aufeinanderfolgende Schwankungen der Stromstärke kann im zweiten Nerven eine anhaltende, tetanisirende Reizung zu Stande kommen. Wie wir schon früher aus dem Muskelgeräusch die Folgerung gezogen haben, dass der Tetanus des Muskels trotz der vollkommenen Gleichmässigkeit in der äussern Form kein Zustand der Ruhe sei, sondern dass die Moleküle des Muskels während des Tetanus in fortwährender innerer Bewegung sein müssen, sehen wir also auch aus der Erscheinung des secundären Tetanus, dass dabei eine fortwährende Schwankung in dem elektrischen Verhalten stattfindet, und können daraus ableiten, dass die elektrische Schwankung mit der Bewegung der Moleküle zusammenhängen müsse, welche die Zusammenziehung bedingen.

Genauere Untersuchungen der negativen Schwankung haben ferner gelehrt, dass dieselbe schon im Stadium der latenten Reizung auftritt, also zu einer Zeit, wo die Form des Muskels äusserlich sich noch gar nicht geändert hat. Weiter hat man gefunden, dass die elektrische Veränderung, welche bei der Reizung auftritt, bei theilweiser Reizung der Muskelfaser sich in derselben mit einer Geschwindigkeit fortpflanzt, welche der Fortpflanzungsgeschwindigkeit der Contraction (3 — 4 Mt. in der Secunde; vgl. Kap. VI, §. 5, S. 97) gleich ist. Wenn also eine längere Muskelfaser an

einer Stelle gereizt wird, so entsteht zunächst nur an dieser Stelle eine elektrische Veränderung, die eine ausserordentlich kurze Zeit dauert und die, wie eine Welle, in der Muskelfaser entlang läuft; und dieser elektrischen Veränderung folgt dann erst die mechanische Veränderung der Verkürzung und Verdickung, welche wir Zuckung nennen, und die sich dann gleichfalls wellenartig fortpflanzt. Wenn aber die ganze Faser auf einmal gereizt wird, dann entsteht überall gleichzeitig die elektrisehe Veränderung und dieser folgt dann die mechanische nach.

5. Den Muskeln in vielfachen Beziehungen ähnlich sind die Drüsen, so abweichend auch ihr Bau sein mag. In ihrer einfachsten Form stellt eine Drüse einen mit Zellen ausgekleideten Hohlraum dar, welcher durch einen längern oder kürzern Ausführungsgang an der Oberfläche der Schleimhaut oder Oberhaut, unter welcher die Drüse liegt, mündet. Der Hohlraum kann halbkugelig, flaschenförmig oder röhrenartig sein; im letztern Fall ist die Röhre zuweilen sehr lang und entweder knäuelartig aufgewickelt oder gewunden und am geschlossenen Ende zuweilen kolbig aufgetrieben. Alle diese Drüsen sind einfache. Zusammengesetzte Drüsen entstehen, wenn mehrere röhren- oder kolbenartige Drüsen in einen gemeinschaftlichen Ausführungsgang münden. In den Drüsen werden Stoffe, zuweilen von ganz besonderer Beschaffenheit, bereitet und durch den Ausführungsgang an die Oberfläche befördert oder abgesondert. Dahin gehört u. a. der Schweiss und der Hauttalg, welche in den Schweiss-, bez. Talgdrüsen der Haut bereitet werden, der Speichel, Magensaft, Bauchspeichel, welche durch die in ihnen enthaltenen Fermente bei der Verdauung eine wichtige Rolle spielen, die Galle, welche in der Leber bereitet wird u. s. w. Was nun die von uns behauptete Aehnlichkeit der Muskeln und der Drüsen anlangt, so besteht sie in der gleichen Abhängigkeit beider von den Nerven.

Wenn man einen Nerven reizt, der mit einem Muskel in Verbindung steht, so geräth der Muskel in Thätigkeit, d. h. er verkürzt sich; und wenn man einen Nerven reizt, der mit einer Drüse in Verbindung steht, so geräth die Drüse in Thätigkeit, d. h. sie sondert ab. So kann man z. B. durch Reizung der Nerven, welche in eine Speicheldrüse hineintreten, bewirken, dass der Speichel in einem Strome aus dem Ausführungsgang der Drüse hervorquillt. Es ist nun gewiss von Wichtigkeit, dass neben dem Muskel (und abgesehen von den Nerven, von denen im folgenden Kapitel die Rede sein wird) die Drüsen das einzige Gewebe sind, an welchem regelmässige elektrische Wirkungen nachgewiesen worden sind. Freilich gilt dies nicht von allen Drüsen, sondern nur von den einfachen Formen, den sogenannten flaschenförmigen oder Balgdrüsen. Ueberall, wo solche in grösserer Zahl nebeneinander regelmässig angeordnet sind, findet man, dass die untere, dem Drüsengrunde entsprechende Fläche positiv, die obere, dem Drüsenausführungsgange entsprechende Fläche negativ elektrisch ist. Am schönsten kann man das an der drüsenreichen Haut der nackten Amphibien sowie an der Schleimhaut des Mundes, Magens und Darmkanals aller Thiere sehen. Hier stehen alle Drüsen in gleicher Anordnung nebeneinander und wirken alle in gleicher Richtung elektrisch.* Bei den zusammengesetzten Drüsen aber stehen die einzelnen Drüsenelemente in allen möglichen Richtungen, ihre Wirkungen sind daher unregelmässig und unberechenbar.

An den Hautdrüsen des Frosches, wie an den Drü-

* Diese Hautdrüsenströme sind einer der schon oben im §. 2 angedeuteten Gründe, weshalb am lebenden, unversehrten Thier der Nachweis der Muskelströme auf Schwierigkeiten stösst. Da an zwei Hautstellen, von welchen der Muskelstrom abgeleitet werden soll, die Hautdrüsenströme nicht immer gleich stark sind, so mischen sich die Wirkungen der Haut störend in die der daruntergelegenen Muskeln ein und erschweren den Nachweis der letztern.

sen der Magen- und Darmschleimhaut lässt sich mit Bestimmtheit nachweisen, dass die elektrischen Kräfte wirklich in den Drüsen ihren Sitz haben. Reizt man nun die Nerven, welche in die Haut hineingehen, wodurch die Drüsen zur Thätigkeit angeregt werden, so nimmt der Drüsenstrom an Stärke ab, zeigt eine negative Schwankung, gerade wie der Muskelstrom abnimmt, wenn der Muskel zur Thätigkeit veranlasst wird. Wir finden also auch hier eine Beziehung zwischen der Thätigkeit und dem elektrischen Verhalten, welche die Aehnlichkeit von Muskeln und Drüsen noch erhöht.

Engelmann hat versucht, die Absonderung der Drüsen durch die in ihnen vorhandenen elektrischen Ströme physikalisch zu erklären. Wir halten jedoch diesen Versuch für noch nicht hinlänglich begründet, um an dieser Stelle näher auf ihn einzugehen.

DREIZEHNTES KAPITEL.

1. Der Nervenstrom; 2. Negative Schwankung des Nervenstromes; 3. Doppelsinnige Leitung im Nerven; 4. Fortpflanzungsgeschwindigkeit der negativen Schwankung; 5. Elektrotonus; 6. Elektrisches Gewebe der Zitterfische; 7. Elektrische Wirkungen an Pflanzen.

1. Bei den vielen Aehnlichkeiten, welche Muskel und Nerv in ihrem Verhalten gegen Reize darbieten, kann es gewiss nicht auffallen, dass auch die Nerven elektrische Erscheinungen zeigen und zwar in einer dem Muskel ganz ähnlichen Weise. Bei der Zusammensetzung der Nerven aus einzelnen untereinander parallelen Fasern sind diese Erscheinungen denen am regelmässigen Muskelprisma ganz analog; nur dass am Querschnitt des Nerven wegen seiner geringen Ausdehnung etwaige Spannungsunterschiede seiner einzelnen Punkte nicht nachweisbar sind, sondern dass dieser Querschnitt für unsere Betrachtung einfach als ein einziger Punkt anzusehen ist.

An einem ausgeschnittenen Nervenstück sind nun in der That alle Punkte der Oberfläche oder des Längsschnitts positiv gegen die Querschnitte, welche untereinander gleichartig sind. An dem Längsschnitt aber ist stets die grösste positive Spannung in der Mitte und die Spannung fällt nach den Querschnitten hin, genau wie beim Muskelprisma, erst langsam, dann steiler ab, wie es Fig. 59 zeigt.

Unterschiede von geradem und schrägem Querschnitt, wie wir sie am Muskel kennen gelernt haben, kann es natürlich an den dünnen Nervenstämmen nicht geben; ebenso wenig Erscheinungen wie die an den Muskeln durch schiefen Verlauf der Fasern hervorgerufenen. Wo grössere Massen von Nervensubstanz vorkommen, wie im Rückenmark und Gehirn, ist aber der Verlauf der Fasern ein so verwickelter, dass nichts weiter constatirt werden kann, als dass überall die Querschnitte negativ gegen die natürliche Oberfläche (Längsschnitt) sind.

2. Leitet man einen Nerven an zwei beliebigen Punkten seines Längsschnittes oder an einem Punkt des Längsschnittes und einem Querschnitt ab, und reizt

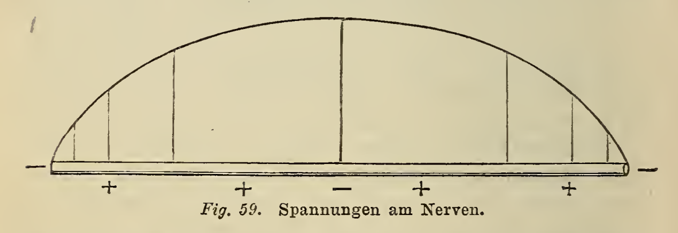


Fig. 59. Spannungen am Nerven.

dann den Nerven, so beobachtet man, dass der Nervenstrom s c h w ä c h e r wird. Es ist dabei gleichgültig, wodurch die Reizung des Nerven geschieht, wenn sie nur hinreichend stark ist, um eine kräftige Thätigkeit des Nerven zu veranlassen. Wir sehen also, dass im Nerven ebenso wie im Muskel mit der Thätigkeit eine Aenderung in dem elektrischen Verhalten und zwar eine A b n a h m e oder n e g a t i v e S c h w a n k u n g des Nervenstromes verbunden ist. Danach müssen wir jetzt auch die früher (Kap. VII, §. 2) gethane Aeusserung zurücknehmen, dass der thätige Zustand des Nerven sich durch gar keine Veränderung am Nerven selbst darthun lasse. Damals mussten wir, um die Thätigkeit des Nerven zu erkennen, denselben in Verbindung

mit dem Muskel lassen. Wir benutzten den Muskel gleichsam als Reagens für den Nerven, da wir an diesem selbst weder optische, noch chemische, noch sonst irgendwie nachweisbare Veränderungen beobachten konnten. Nun aber haben wir in den elektrischen Eigenschaften ein Mittel gefunden, den Nerven selbst auf sein Verhalten zu prüfen. Welche Ansichten man auch über die Ursachen der elektrischen Wirkungen des Nerven haben mag, so viel steht fest, dass jede Aenderung in dem elektrischen Verhalten auf einer Aenderung in der Anordnung oder Beschaffenheit der Nervensubstanz begründet sein muss, dass also die von uns beobachtete negative Schwankung des Nervenstromes ein Zeichen und zwar bisjetzt das einzige bekannte Zeichen der innern Vorgänge im Nerven während der Thätigkeit ist. Es bietet uns also dieses Zeichen eine Gelegenheit, die Thätigkeit des Nerven an ihm selbst, unabhängig vom Muskel, zu erforschen.

3. Eine wichtige Anwendung hiervon hat E. du Bois-Reymond gemacht zur Entscheidung der Frage, ob die Erregung in der Nervenfaser nur nach einer oder nach beiden Richtungen hin fortgepflanzt werde. Reizt man einen unverletzten Nervenstamm an irgendeiner Stelle seines Verlaufs, so beobachtet man in der Regel zweierlei Wirkungen: die Muskeln, welche mit dem Nerven zusammenhängen, zucken und zugleich entsteht Schmerz. Die Erregung ist also von der gereizten Stelle sowol nach der Peripherie als nach dem Centrum hin fortgeleitet worden und hat hier wie dort ihre Wirkung ausgeübt. Nun lässt sich aber nachweisen, dass in diesen Fällen zweierlei Nerven nebeneinander im Nervenstamm vorhanden sind, motorische oder Bewegungsnerven, deren Reizung auf den Muskel wirkt, und sensible oder Empfindungsnerven, deren Reizung den Schmerz verursacht. An manchen Stellen kommen diese beiden Fasergattungen getrennt vor und dann hat Reizung der einen nur Bewegungen, Reizung der andern

nur Empfindungen zur Folge. Wenn wir nun einen Bewegungsnerven reizen, wird die Erregung nur nach der Peripherie hin oder auch nach dem Centrum fortgeleitet? Und wenn wir einen Empfindungsnerven reizen, wird die Erregung nur nach dem Centrum oder auch nach der Peripherie fortgeleitet? Offenbar sagt der Versuch darüber nichts aus. Denn wenn die Erregung im Empfindungsnerven nach der Peripherie fortgeleitet wird, woran sollten wir das erkennen, da diese Nerven dort nicht in Muskeln hineingehen, mittels deren sie ihre Wirkung sichtbar machen könnten? Die Erfahrung aber, welche wir über die elektrischen Veränderungen bei der Thätigkeit gemacht haben, bietet ein Mittel, die Frage zu entscheiden. Denn diese Veränderungen werden am Nerven selbst, unabhängig von Muskeln und andern Endapparaten beobachtet. Wenn wir nun einen rein motorischen Nerven reizen und an einer centralen Stelle beobachten, so sehen wir auch an dieser die negative Schwankung auftreten, und wenn wir einen rein sensiblen Nerven reizen, können wir ebenso an einer peripherisch von der Reizstelle gelegenen Strecke die negative Schwankung nachweisen. Also ist es erwiesen, dass die Erregung in einer jeden Nervenfaser nach beiden Richtungen hin sich fortzupflanzen vermag, und wenn nur an einem Ende eine Wirkung auftritt, so liegt dies daran, dass nur dort ein Endorgan vorhanden ist, welches die Wirkung kenntlich zu machen im Stande ist.*

4. Ist die negative Schwankung des Nervenstromes wirklich ein nothwendiges und stets vorhandenes Zeichen der im Nerven vorhandenen Zustände, welche wir mit dem Namen „Thätigkeit des Nerven“ bezeichnen, so muss sie ebenso wie die Erregung sich mit einer messbaren Geschwindigkeit im Nerven fortpflanzen. Bernstein ist es gelungen, dies nachzuweisen und die

---

* S. Anmerkungen und Zusätze Nr. 11.

Geschwindigkeit zu messen, mit der diese Fortpflanzung vor sich geht. Wenn wir einen langen Nerven an seinem einen Ende reizen und sein anderes Ende mit dem Multiplicator verbinden, so muss eine gewisse Zeit verstreichen, ehe die Reizung und somit auch die negative Schwankung an diesem andern Ende anlangt. Bei unsern gewöhnlichen Versuchen geschieht die Reizung dauernd und ebenso ist das andere Ende des Nerven dauernd mit dem Multiplicator verbunden. Die Zeit, welche zwischen dem Beginn der Reizung und dem Beginn der negativen Schwankung verstreicht, ist aber selbst für die längsten Nerven, mit denen wir den Versuch anstellen können, viel zu kurz, um diese Verspätung bemerken zu können. Bernstein verfuhr nun folgendermaassen: An einem mit gleichmässiger Geschwindigkeit sich drehenden Rade waren zwei vorspringende Drähte befestigt. Der eine schloss bei jedem Umgange für ganz kurze Zeit einen elektrischen Strom und bewirkte dadurch die immer in gleichen Zeiträumen wiederkehrende Reizung des einen Nervenendes. Der andere Draht aber stellte für eine ganz kurze Zeit die Verbindung des andern Nervenendes mit dem Multiplicator her. Geschahen nun die Reizung und die Verbindung mit dem Multiplicator gleichzeitig, so sah man keine Spur von der negativen Schwankung, denn ehe dieselbe von der gereizten Stelle zu dem andern Ende des Nerven gelangen konnte, war die Verbindung des letztern mit dem Multiplicator schon wieder unterbrochen. Durch Verschiebung der Drähte konnte man aber bewirken, dass die Verbindung des Nerven mit dem Multiplicator erst etwas später erfolgte als die Reizung. Wenn nun dieser Zeitunterschied einen gewissen Werth erreichte, so trat die negative Schwankung auf. Aus diesem Zeitwerthe und der Länge des Weges zwischen der gereizten und der abgeleiteten Strecke liess sich offenbar die Fortpflanzungsgeschwindigkeit der negativen Schwankung im Nerven berechnen. Bernstein fand so eine Ge-

schwindigkeit von 28 Mt. in der Secunde. Dieser Werth stimmt so genau mit dem für die Fortpflanzung der Erregung im Nerven gefundenen (24,8 Mt.; vgl. Kap. VII, §. 3), als es bei derartigen Versuchen nur erwartet werden kann, und wir können unbedingt aus dieser Uebereinstimmung schliessen, dass negative Schwankung und Erregung des Nerven zwei innig miteinander verbundene, stets zusammengehende Vorgänge oder vielmehr zwei durch verschiedene Mittel beobachtete Seiten desselben Vorgangs sind.*

5. Die negative Schwankung des Nervenstromes ist nicht die einzige elektrische Veränderung, welche am Nerven bekannt ist. Wir haben schon früher (Kap. VIII, §. 1, S. 122) unter dem Namen „Elektrotonus“ Veränderungen der Erregbarkeit kennen gelernt, welche in der Nervenfaser auftreten, sobald man durch einen Theil derselben einen elektrischen Strom leitet. Diesen Erregbarkeitsveränderungen, entsprechen nun auch Veränderungen in dem elektrischen Verhalten des Nerven, welche wir gleichfalls als elektrotonische bezeichnen. Sei nn' (Fig. 60) ein Nerv, a und k zwei an den Nerven angelegte Drähte, durch welche ein elektrischer Strom in der Richtung von a nach k geleitet wird; a ist also die Anode, k die Kathode des zur Erzeugung des Elektrotonus angewandten Stromes. Sobald dieser Strom geschlossen wird, werden alle Stellen des Nerven zur Seite der Anode (von n bis a) positiver, alle Stellen des Nerven zur Seite der Kathode (von k bis n') negativer, als sie vorher waren. Der Grad dieser Veränderungen ist aber nicht an allen Stellen gleich, sondern die Veränderung ist dicht an der Elektrode am grössten und nimmt mit der Entfernung von derselben ab. Stellen wir von a nach n hin den Grad des positiven Zuwachses durch Linien dar, deren Höhe den Zuwachs

* S. Anmerkungen und Zusätze Nr. 12.

ausdrückt und verbinden die Kuppen dieser Linien, so erhalten wir die Curve *n p*, deren Gestalt uns ein anschauliches Bild von der an jeder Stelle auftretenden Veränderung der Spannung gewährt. In gleicher Weise stellen wir die Veränderungen an der Kathodenseite dar, nur ziehen wir, um gleich anzudeuten, dass hier die Spannungen negativer werden, die betreffenden Linien nach abwärts vom Nerven. Wir erhalten so das Curvenstück *qn'*. Die beiden Curvenstücke *np* und *qn'* lehren uns nur das Verhalten der extrapolaren Nervenstrecken. In der That wissen wir nicht, wie

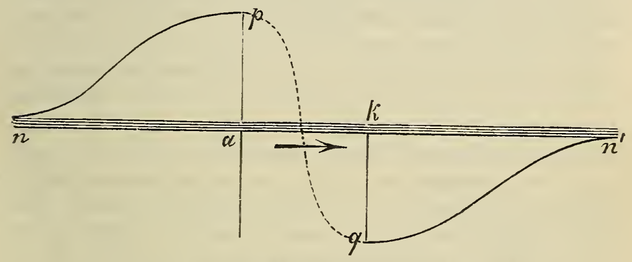


Fig. 60. Spannungsänderungen im Elektrotonus.

sich der Nerv in der intrapolaren Strecke verhält, weil es aus äussern technischen Gründen unmöglich ist, diese Strecke zu untersuchen.* Wir können nur vermuthen, dass die Spannungsveränderungen sich dort ähnlich gestalten, wie es das durch eine punktirte Linie dargestellte Curvenstück *pq* darstellt.

Vergleicht man die Curve Fig. 60 mit der bildlichen Darstellung der Erregbarkeitsveränderungen im Elektrotonus, wie sie in Fig. 31, S. 126 gegeben wurde, so fällt die Analogie beider Erscheinungen sofort in die Augen. Beide stellen ja in der That nur zwei verschiedene Seiten desselben Vorgangs dar, der Veränderungen nämlich, welche im Nerven durch einen con-

* S. Anmerkungen und Zusätze Nr. 13.

stanten elektrischen Strom hervorgerufen werden. Die Vergleichung beider Curven zeigt aber, dass da, wo die Spannung positiver wird, die Erregbarkeit verringert wird, und da, wo die Spannung negativer wird, die Erregbarkeit zunimmt. Die Veränderung der Spannungen und die Veränderung der Erregbarkeit beruhen wahrscheinlich beide auf molekularen Veränderungen im Innern des Nerven, über deren Natur wir zwar zunächst noch nichts weiter auszusagen im Stande sind, deren gleichzeitiges Auftreten unter der Einwirkung von aussen zugeleiteter elektrischer Ströme aber immerhin sehr interessant ist und uns möglicherweise dereinst den Schlüssel zum Verständniss der bei der Erregung stattfindenden Nervenvorgänge liefern kann.

Bei der Untersuchung der Spannungsänderungen, welche im Elektrotonus entstehen, muss man natürlich auf die schon vorher vorhandenen Spannungsdifferenzen der verschiedenen Punkte Rücksicht nehmen. Legt man den ableitenden Bogen an zwei symmetrischen Punkten des Nerven an, so sind diese gleichartig. Bei anderweitiger Anlegung kann man die bestehenden Spannungsdifferenzen durch die oben (Kap. X, §. 4) beschriebene Compensationsmethode aufheben. In diesen Fällen sieht man dann die durch den Elektrotonus hervorgerufenen Spannungsdifferenzen rein auftreten. In allen andern Fällen äussern sie sich als eine Verstärkung oder Schwächung des zufällig vorhandenen Nervenstromes, doch bleibt das Gesetz der Spannungsveränderungen dadurch unberührt.

6. Wie wir zwischen Muskeln und Drüsen gewisse Aehnlichkeiten aufgefunden haben, so können wir den Nerven das G e w e b e d e r e l e k t r i s c h e n O r g a n e zur Seite stellen, in welchen bei den schon früher erwähnten elektrischen Fischen die so mächtigen elektrischen Wirkungen entstehen. Ohne auf die noch nicht vollkommen abgeschlossenen Untersuchungen über den Bau dieser elektrischen Organe hier näher einzugehen, können

wir doch so viel als sicher festgestellt betrachten, dass als Grundlage des Organs die sogenannte elektrische Platte anzusehen ist, ein zartes häutiges Gebilde, welches in regelmässiger Anordnung vielfach neben- und übereinander geschaltet das ganze Organ darstellt. Zu jeder elektrischen Platte tritt eine Nervenfaser und unter dem Einfluss der Reizung, möge sie nun durch den Willen des Thieres oder durch künstliche Reizung des Nerven erfolgen, wird stets die eine Seite dieser Platte positiv, die andere Seite negativ. Da dies bei allen Platten in gleichem Sinne erfolgt, so summiren sich die elektrischen Spannungen wie in einer Volta'schen Säule und daraus erklärt sich die ausserordentlich starke Gesammtwirkung eines solchen Organs im Vergleich zu den Wirkungen von Muskeln, Drüsen und Nerven.

Ein durchgreifender Unterschied freilich besteht zwischen den eben genannten Geweben einerseits und dem elektrischen Gewebe der Zitterfische andererseits. Muskeln, Nerven, Drüsen entwickeln in der Ruhe elektrische Kräfte, und diese erleiden während der Thätigkeit eine Veränderung. Elektrisches Gewebe andererseits ist in der Ruhe völlig unwirksam und wird erst bei der Thätigkeit elektrisch wirksam. Ohne diesen Unterschied erklären zu können, müssen wir doch bemerken, dass aus ihm kein Grund abzuleiten ist, die Wirkungen dieser Gewebe für grundsätzlich verschieden zu erklären. Ob ein Gewebe nach aussen hin nachweisbare elektrische Wirkungen ausübt, hängt von der Anordnung seiner wirksamen Elemente ab. Die Veränderungen aber, welche bei der Thätigkeit auftreten, sind offenbar bei Muskeln, Drüsen, Nerven und elektrischem Gewebe so ähnlich, dass sie als zusammengehörig zu betrachten sind. Im nächsten Kapitel wollen wir versuchen, für alle diese Erscheinungen eine gemeinsame Anschauung zu gewinnen.

7. Dass auch an Pflanzen elektrische Erscheinungen

beobachtet werden, haben wir schon bemerkt, doch glaubten wir denselben keine grössere physiologische Bedeutung zuschreiben zu können. Es musste daher mit Recht grosses Aufsehen erregen, als vor einigen Jahren der englische Physiologe Burdon-Sanderson mit Beobachtungen hervortrat, nach welchen an den Blättern der Venus-Fliegenfalle (*Dionaea muscipula*) regelmässige elektrische Ströme vorhanden sind, die bei den Bewegungen dieser Blätter gerade so wie die Muskelströme eine negative Schwankung zeigen. Er war zu diesen Beobachtungen von Charles Darwin angeregt worden, welcher mit Untersuchungen über die insektenfressenden Pflanzen beschäftigt, die Analogie der bei der Dionaea vorkommenden Blattbewegungen mit den Muskelbewegungen der Thiere zu begründen versuchte. Darwin's Untersuchungen sind seitdem ausführlich veröffentlicht worden.* Sie haben das interessante Ergebniss geliefert, dass bei verschiedenen Pflanzen drüsige Organe vorkomman, welche Säfte absondern, die eiweissartige Körper zu verdauen vermögen. Die in Rede stehende Pflanze, *Dionaea muscipula*, besitzt solche Drüsen; sie ist ausserdem reizbar, wie die im ersten Kapitel beschriebene *Mimosa pudica.* Wenn ein Insekt das Blatt berührt, schliessen sich die Blattflügel, und das gefangene Insekt wird durch den abgesonderten Saft verdaut und resorbirt. Was haben wir nun von dieser Bewegung des Blattes zu halten? Ist sie wirklich der Muskelbewegung gleichartig und erstreckt sich die Gleichartigkeit selbst auf die elektrischen Erscheinungen, wie es nach den Angaben von Burdon-Sanderson der Fall zu sein scheint? Neuere Untersuchungen von Professor Munk in Berlin haben dies nicht bestätigt. Die Bewegungen des Dionaeablattes müssen denen der *Mimosa pudica* durchaus gleich erachtet werden. Es handelt sich bei diesen Bewegungen nicht

* *On insectivorous plants* (London 1875; deutsch von Carus, Stuttgart 1876).

um Zusammenziehungen nach Art der Muskelbewegung, sondern um Krümmungen, welche am Blatt auftreten, infolge veränderter Quellung der verschiedenen Zellschichten. Das Blatt wirkt allerdings elektrisch, freilich nicht in der einfachen Weise, wie es Burdon-Sanderson darstellt, und es treten auch Veränderungen der elektrischen Wirkung bei der Krümmung auf, aber diese sind nicht der negativen Schwankung des Muskelstromes gleichartig; sie rühren wahrscheinlich von den Saftströmungen im Innern des Blattes her. Zu ähnlichen Anschauungen war ich selbst durch Untersuchung der *Mimosa pudica* gekommen. Regelmässige elektrische Wirkungen während der Ruhe konnte ich an dieser nicht nachweisen, aber bei dem Zusammenknicken der Blattstiele sah ich elektrische Ströme, welche als Folge der Saftströmungen gedeutet werden konnten. Wir werden also wol dabei stehen bleiben müssen, dass die elektrischen Erscheinungen an Pflanzen mit den an Muskeln, Nerven, Drüsen und den elektrischen Organen der Fische beobachteten nicht in gleiche Reihe zu stellen sind.

VIERZEHNTES KAPITEL.

1. Zusammenfassung der Thatsachen; 2. Grundsätze für die Erklärung derselben; 3. Vergleich des Muskelprismas mit einem Magneten; 4. Erklärung der Spannungen am Muskelprisma und Muskelrhombus; 5. Erklärung der negativen Schwankung und der Parelektronomie; 6. Anwendung auf die Nerven; 7. Anwendung auf die elektrischen Organe und Drüsen.

1. Fassen wir das Thatsächliche zusammen, das in den vorhergehenden Kapiteln erörtert wurde, so können wir folgende Sätze aufstellen.

1) Jeder Muskel und jeder Theil eines Muskels ist im Ruhezustand am Längsschnitt positiv, am Querschnitt negativ. Die positiven Spannungen nehmen an regelmässigen Muskelprismen von der Mitte des Längsschnitts nach den Enden hin in regelmässiger Weise ab, ebenso die negativen Spannungen am Querschnitt; an Muskelrhomben ist die Vertheilung der Spannungen etwas anders gestaltet, indem die grösste positive Spannung am Längsschnitt nach der stumpfen Ecke, die grösste negative Spannung am Querschnitt nach der spitzen Ecke hin verschoben ist.

2) Bei der Thätigkeit des Muskels nehmen die Spannungsdifferenzen ab.

3) Unversehrte Muskeln zeigen häufig geringe oder gar keine Spannungsdifferenzen, dennoch müssen wir an-

nehmen, dass die elektrischen Gegensätze in ihnen schon vorhanden sind.

4) Nerven sind am Längsschnitt positiv, am Querschnitt negativ; die grösste positive Spannung ist in der Mitte des Längsschnitts. — Bei der Thätigkeit nehmen die Spannungsdifferenzen ab.

5) Die elektrische Platte der Zitterfische ist in der Ruhe elektrisch unwirksam; unter der Einwirkung der Nerven wird die eine Fläche positiv, die andere negativ elektrisch.

6) An den Drüsen ist der Grund positiv, die Mündung oder innere Fläche negativ; bei der Thätigkeit der Drüse werden die Spannungsdifferenzen geringer.

Diese Sätze stellen nur den thatsächlichen Ausdruck der hauptsächlichsten, durch den Versuch nachgewiesenen Verhältnisse dar. Wir fanden an der Oberfläche der untersuchten Gewebe elektrische Spannungsdifferenzen und wir haben uns überzeugt, dass die Ursache dieser mit grosser Regelmässigkeit auftretenden Spannungsdifferenzen in den Geweben selbst ihren Sitz haben müsse. Diese Ursache aufzufinden, ist jetzt unsere Aufgabe. Aber diese Aufgabe ist nicht so leicht, als sie vielleicht auf den ersten Blick erscheint. So schwierig es sein mag, bei einem gegebenen Körper, wenn innerhalb desselben eine elektromotorische Kraft ihren Sitz hat, zu berechnen, welche Spannungen an der Oberfläche desselben in jedem Punkte herrschen müssen, ein gewandter Rechner kann diese Schwierigkeiten überwinden. Anders aber, wenn das umgekehrte Problem gegeben ist, wenn die Vertheilung der Spannungen durch den Versuch gegeben und der Sitz der elektromotorischen Kraft gesucht werden soll. Die Schwierigkeit besteht in diesem Falle darin, dass die Aufgabe eine unbestimmte ist, dass es viele sehr verschiedene Lösungen für dieselbe gibt. Die Aufgabe wird noch besonders erschwert, weil wir nicht wissen, ob nur eine oder ob viele, an verschiedenen Orten des Körpers gelegene elektromotorische Kräfte vorhanden sind.

2. Denken wir uns nämlich in dem Kap. X, §. 2 dargestellten Körper die Vertheilung der Spannungen, welche als Folge der dort angenommenen elektromotorischen Kraft an der Oberfläche herrschen, festgestellt. Denken wir uns jetzt die betreffende elektromotorische Kraft entfernt und an deren Stelle eine andere an irgendeinem andern Punkte des Körpers gesetzt. Infolge dieser wird der Körper von anders gestalteten Strömungscurven erfüllt sein, denen andere isoelektrische Curven entsprechen. Demgemäss ist auch die Vertheilung der Spannungen an der Oberfläche eine ganz andere. Einer dritten, anderswo gelegenen elektromotorischen Kraft würde wieder eine ganz andere Vertheilung der Spannungen entsprechen und so fort. Nun hat Helmholtz nachgewiesen, dass, wenn viele solche elektromotorische Kräfte gleichzeitig in einem Körper vorhanden sind, die Spannung, welche an jedem Punkte der Oberfläche wirklich herrscht, gleich ist der Summe aller der Spannungen, welche an diesem Punkte durch jede der elektromotorischen Kräfte für sich allein erzeugt würde. Haben wir nun durch den Versuch eine gewisse Vertheilung der Spannungen aufgefunden, so ist es möglich, sehr viele Combinationen elektromotorischer Kräfte auszusinnen, welche eine solche Vertheilung der Spannungen, wie sie der Versuch ergeben hat, liefern könnten.

Welcher von diesen möglichen Vorstellungen sollen wir nun den Vorzug geben? Die Regeln der wissenschaftlichen Logik geben uns hier einen Anhalt für die Wahl. Die von uns bevorzugte Annahme muss erstens im Stande sein, nicht nur eine, sondern alle durch den Versuch bekannt gewordenen Umstände zu erklären. Werden durch neue Untersuchungen neue Thatsachen bekannt, so muss sie auch diese zu erklären im Stande sein, andernfalls muss sie verlassen und durch eine bessere Annahme ersetzt werden. Zweitens, wenn mehrere Annahmen scheinbar gleich gut den eben aufgestellten Forderungen genügen, so geben wir der ein-

fachern vor der verwickeltern Annahme den Vorzug. Auf alle Fälle aber müssen wir uns immer vor Augen halten, dass es sich hier nur um Annahmen oder Hypothesen handelt, deren Werth eben darin besteht, dass sie alle beobachteten Thatsachen unter einen gemeinschaftlichen Gesichtspunkt bringen, die aber nicht den Werth wissenschaftlich festgestellter Thatsachen beanspruchen. Wir bedürfen solcher Hypothesen, einerseits, weil sie uns Fingerzeige für weitere Forschungen bieten und somit ein mächtiges Hülfsmittel für den Fortschritt der Wissenschaft bilden, und andererseits weil der menschliche Geist an dem blossen Sammeln vereinzelter Thatsachen keine Befriedigung findet, sondern überall, wo er eine Reihe solcher zusammengehöriger Thatsachen kennen gelernt hat, dahin strebt, sie, wenn auch nur vorläufig, in einen geistigen Zusammenhang zu bringen, sie unter einen gemeinsamen Gesichtspunkt zusammenzufassen.

3. Gehen wir nun mit diesen Vorstellungen ausgerüstet an unsere Aufgabe, und halten wir uns vorläufig nur an den Muskel. Das regelmässige Muskelprisma zeigt eine bestimmte Vertheilung der Spannungen. Aber jedes kleinere Prisma, das wir aus dem grössern herausschneiden, zeigt dieselbe Vertheilung der Spannungen. Wir kennen dafür bisher keine Grenze, denn selbst das kleinste Stückchen einer einzelnen Muskelfaser, das man untersuchen kann, verhält sich in dieser Beziehung wie ein grosses Bündel langer Fasern. Dies zu erklären, kann man zwei Wege einschlagen: Entweder nimmt man an, die elektrischen Spannungen entstehen erst durch die Herstellung des Muskelprimas, oder man ersinnt eine Anordnung elektromotorischer Kräfte, welche im Muskel als schon vorhanden gedacht im Stande wäre, alle am Muskel bekannten Erscheinungen zu erklären. Den erstern Weg haben schon Mateucci u. a. versucht. Als aber du Bois-Reymond die Erforschung dieses Gebietes unternahm und mit

einer in der Geschichte der Wissenschaft einzig dastehenden Ausdauer und Beharrlichkeit eine grosse Reihe von Thatsachen entdeckte, von welchen wir nur einen kleinen Theil in den vorhergehenden Kapiteln darstellen konnten, genügte ihm dieser Weg nicht und er versuchte deshalb den zweiten. Und in der That gelang es ihm so, eine Hypothese aufzustellen, welche bisher alle Thatsachen zu erklären im Stande war, auch solche, welche erst nach Aufstellung der Hypothese aufgefunden wurden und welche zum Theil aus jener Hypothese vorhergesagt und dann durch den Versuch bestätigt wurden. Zwar ist seitdem von anderer Seite wieder versucht worden, die erstere Hypothese wieder zur Geltung zu bringen, doch ohne Erfolg. Wir werden daher uns hier ganz der von du Bois-Reymond aufgestellten Hypothese anschliessen, als der einzigen, welche alle elektrophysiologischen Thatsachen von einem einheitlichen Standpunkt aus zu umfassen vermag.

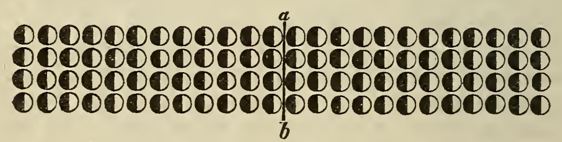


Fig. 61. Theorie des Magnetismus.

Die Erscheinung, dass nach Durchschneidung eines Muskelprismas in zwei Hälften jeder Theil eine ganz analoge Anordnung der elektrischen Spannungen zeigt, wie vorher das ganze Prisma, erinnert an eine entsprechende Erscheinung an Magnetstäben. Ein jeder Magnetstab hat bekanntlich zwei Pole, einen Nordpol und einen Südpol. Die magnetische Spannung ist an diesen beiden Polen am grössten und nimmt nach der Mitte hin ab; in der Mitte selbst ist sie gleich Null. Schneiden wir nun den Magneten in der Mitte durch, so ist jede Hälfte wieder ein vollständiger Magnet mit

einem Nord- und einem Südpol und einer regelmässigen Abnahme der magnetischen Spannungen von den Polen nach der Mitte hin. Wie wir auch den Magneten theilen, jedes kleine Bruchstück ist immer ein vollständiger Magnet mit zwei Polen und regelmässiger Abnahme der Spannungen. Um dies zu erklären, stellt man sich vor, der ganze Magnet bestehe aus lauter kleinen Theilchen (Molekülen), von denen jedes ein kleiner Magnet mit einem Nord- und einem Südpol sei. Indem alle diese kleinen Molekularmagnete in gleicher Richtung angeordnet sind, etwa so wie es Fig. 61 anschaulich macht, wirken sie in dem ganzen Magneten gemeinschaftlich, jeder Bruchtheil aber muss wieder in derselben Weise wirken.

Diese Art der Vorstellung können wir nun auf den Muskel übertragen. Ein quergestreifter Muskel besteht aus Fasern, welche in dem regelmässigen Muskelprisma alle parallel laufen und gleich lang sind. Jede Faser aber haben wir uns nach dem im Kap. II, §. 2 Gesagten als eine regelmässige Anordnung kleiner Theilchen zu denken, welche alle aus einer kleinen Abtheilung der einfach brechenden Grundsubstanz und einer darin eingelagerten Gruppe der doppelbrechenden Disdiaklasten bestehen würden. Ein solches kleines Theilchen wollen wir ein Muskelelement nennen. Die Muskelfaser bestände danach aus regelmässig angeordneten Muskelelementen, deren Aneinanderreihung der Länge

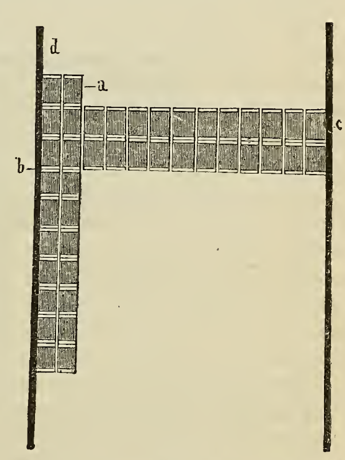


Fig. 62. Schematische Darstellung eines Stücks Muskelfaser.

nach die früher erwähnten Fibrillen, der Quere nach die Querscheiben bilden, in welche die Muskelfaser unter gewissen Umständen zerfallen kann. Eine schematische Darstellung eines Stücks der Muskelfaser würde also ein Bild geben, wie es Fig. 62 darstellt, in welchem jedes der kleinen Rechtecke ein Muskelelement vorstellt. Ein solches Muskelelement ist also im wesentlichen schon ein ganzer Muskel, denn die Faser ist ja weiter nichts als eine Anhäufung solcher untereinander gleichartiger Muskelelemente, und der ganze Muskel nichts als ein Bündel gleichartiger Muskelfasern. Dem Muskelelement müssen wir also schon alle Eigenschaften zuerkennen, welche dem ganzen Muskel zukommen. Es besitzt die Fähigkeit, kürzer und dabei dicker zu werden, es besitzt endlich, und das ist der Kern der hier in Frage stehenden Lehre, schon alle elektrischen Eigenschaften, welche wir am ganzen Muskel beobachten.

4. Wir nehmen also an, dass jedes Muskelelement der Sitz einer elektromotorischen Kraft sei, vermöge deren es an seiner Längsschnittseite positiv, an seinen Querschnitten negativ ist. Wäre ein solches Muskelelement für sich allein von einer leitenden Masse umgeben, so müssten in dieser Systeme von Stromcurven von den Längsschnitt- zu den Querschnittseiten vorhanden sein. Sind viele solche Muskelelemente in der von uns angenommenen regelmässigen Anordnung neben- und hintereinander gelagert, so muss, wie man durch Rechnung nachgewiesen hat, das Ganze an seiner ganzen Längsschnittseite gleichmässig positiv, an seinen Querschnittsflächen gleichmässig negativ sein. Denken wir uns nun dieses ganze Aggregat von Muskelelementen von einer dünnen Schicht einer leitenden Masse umgeben, so müssen in derselben Ströme vorhanden sein, wie sie Fig. 63 darstellt. Diesen Stromcurven entspricht dann genau diejenige Vertheilung der Spannungen, welche durch den Versuch nachgewiesen worden ist. In der Mitte

des Längsschnitts muss die grösste positive Spannung sein, in der Mitte des Querschnitts die grösste negative Spannung; beide müssen nach der Grenze hin in regelmässiger Weise abnehmen.

Haben wir nun ein Bündel von Muskelfasern, begrenzt durch zwei gerade künstliche Querschnitte, mit andern Worten ein regelmässiges Muskelprisma. Die einzelnen Muskelfasern, welche das Bündel zusammenhalten, sind umgeben vom Sarkolemma, zusammengehalten und eingehüllt vom Bindegewebe. Ausserdem müssten die äussersten Schichten offenbar schneller als die im Innern des Bündels gelegenen den ungünstigen Einwirkungen des Absterbens unterliegen, welche ja,

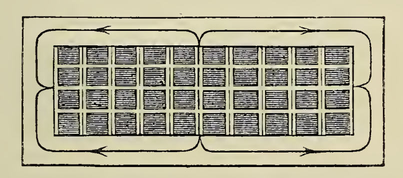


Fig. 63. Schema der elektrischen Wirkungen eines Aggregats von Muskelelementen.

wie wir gesehen haben, zum schliesslichen Verlust aller elektrischen Eigenschaften führen; sie werden also ganz unwirksam oder weniger wirksam sein als die innern. Noch erheblicher muss dieser schädliche Einfluss sich am Querschnitt gestalten, wo eine Schicht gequetschter, also todter Muskelsubstanz die wirksam gebliebenen Theile überziehen muss. Alles dies gibt also einen Mantel unwirksamer, aber leitender Masse, welche die wirksamen Muskelelemente umhüllt, und die Vertheilung der Spannungen am regelmässigen Muskelprisma ist vollkommen erklärt. Zerschneiden wir aber ein solches Muskelprisma, so bleiben die Verhältnisse immer dieselben. Jedes Stückchen eines Muskelprismas muss wirken wie das Ganze.

Unsere Hypothese ist also vollkommen im Stande,

die elektrischen Erscheinungen am regelmässigen Muskelprisma zu erklären. Wir haben jetzt zu untersuchen, wie sie sich den übrigen uns bekannt gewordenen Thatsachen gegenüber verhält. Geben wir dem künstlichen Querschnitt eine schräge Richtung gegen die Achse der Muskelfasern, wie es bei dem regelmässigen oder unregelmässigen Muskelrhombus der Fall ist, so werden die von uns angenommenen Muskelelemente am Querschnitt treppenförmig übereinander geschichtet sein, bekleidet von einer Schicht zerquetschten und deshalb unwirksamen Gewebes, wie es Fig. 64 darstellt. An einem solchen Querschnitt müssen offenbar Theilströme von den positiven Längsschnitt- zu den negativen Quer-

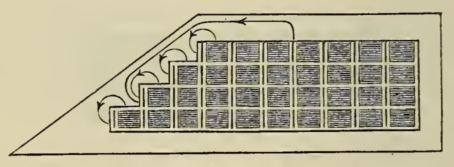


Fig. 64. Schema des schrägen Querschnitts.

schnittseiten der einzelnen Muskelelemente kreisen, welche sich zu den vom eigentlichen Längsschnitt zum Querschnittkreisenden hinzuaddiren und machen, dass die stumpfe Ecke positiver ist als die negative.

5. Die zweite Frage ist, wie nach unserer Hypothese die negative Schwankung des Muskelstromes bei der Thätigkeit erklärt werden kann. Dass die Contraction des Muskels auf einer Bewegung seiner kleinsten Theilchen beruhen müsse, haben wir schon aus den Erscheinungen des Muskeltons geschlossen. Die Beobachtung der Muskelzusammenziehung unter dem Mikroskop lehrt uns, dass diese Bewegung innerhalb jedes Muskelelements vor sich geht, da wir die Formänderung an jedem Muskelelement schon ganz in derselben Weise vor sich gehen sehen, wie an der ganzen Muskelfaser. Es hat

daher gar keine Schwierigkeit, sich vorzustellen, dass bei diesen Bewegungen der kleinsten Theilchen innerhalb jedes Muskelelements die elektromotorischen Gegensätze zwischen seinen Längs- und Querschnittsseiten eine Aenderung erfahren. Ob wir uns dies so vorstellen wollen, dass die Moleküle des Muskels bei der Zusammenziehung schwingende Bewegungen ausführen, oder ob wir eine andere Vorstellung bevorzugen, darauf kommt es nicht weiter an. Wo thatsächliche Anhaltspunkte für oder gegen gewisse Annahmen nicht vorliegen, kann die Phantasie frei spielen und sich irgendeinen Vorgang ausmalen, durch welchen möglicherweise derartige Veränderungen zu Stande kommen könnten. Aber der nüchtern denkende Naturforscher bleibt sich dabei immer dessen bewusst, dass solche freien Spiele der Phantasie keinen wirklich wissenschaftlichen Werth beanspruchen können, weder einen didaktischen zu klarerer Darstellung der schon bekannten Thatsachen, noch einen heuristischen zur Leitung und Anregung zu neuen Untersuchungen. Gute Hypothesen haben immer diesen doppelten Werth; bei ihnen bleibt daher der Forscher stehen. Sie weiter auszuspinnen, wo die thatsächlichen Anhaltspunkte fehlen, das unterhält ihn vielleicht, als ein gefälliges Spiel seines Witzes, in einer müssigen Viertelstunde, aber er hat nicht die Anmaassung, andere damit unterhalten zu wollen.

Wir haben zuletzt noch zu untersuchen, wie die von uns vorgetragene Hypothese gegenüber den am unversehrten Muskel beobachteten Erscheinungen sich bewährt. Den sehnigen Ueberzug an den Enden der Muskelfasern können wir als eine Schicht unwirksamer leitender Substanz ansehen. Insofern also am unversehrten Muskel dieselben Erscheinungen auftreten, wie am Muskelprisma oder Muskelrhombus mit künstlichen Querschnitten, haben wir den frühern Auseinandersetzungen nichts hinzuzufügen. Nun ist dies aber, wie wir gesehen haben, zwar gewöhnlich, aber doch nicht

immer der Fall. Der natürliche Querschnitt des Muskels ist gegen den Längsschnitt meist sehr schwach, zuweilen gar nicht negativ, während die Negativität sofort hervortritt, sobald der natürliche Querschnitt auf irgendeine Weise, sei es mechanisch, thermisch oder chemisch, zerstört wird. Dieses Verhalten der natürlichen Enden der Muskelfasern zu erklären, können wir annehmen, dass die Anordnung der Moleküle in dem letzten oder den letzten Muskelelementen einer jeden Muskelfaser zuweilen eine andere sein kann als in allen übrigen. Wenn z. B. in dem letzten Muskelelement der Querschnitt nicht negativ wäre, so könnte eine solche Muskelfaser gar keine Ströme geben, solche müssten aber sofort hervortreten, wenn dieses letzte Muskelelement entfernt oder in einen unwirksamen Leiter verwandelt wird. E. du Bois-Reymond ist es neuerdings gelungen, für dieses abweichende Verhalten der Muskelfaserenden einen sehr wahrscheinlichen Grund aufzufinden, welchen wir aber hier, ohne uns zu sehr in Einzelheiten einzulassen, nicht entwickeln können.*

6. Wir wenden uns nun zur Betrachtung des Nerven. Bei der ausserordentlichen Aehnlichkeit der Erscheinungen am Nerven und am Muskel liegt es nahe, die für letztere angenommene Hypothese ohne weiteres auf erstern zu übertragen. Zwar haben wir am Nerven nicht die uns am Muskel zum Anhalt dienenden, mikroskopisch sichtbaren Abtheilungen (die von uns sogenannten „Muskelelemente“), in welche wir den Sitz der elektromotorischen Kräfte verlegt haben. Aber aus dem, was wir früher über die Erregungsvorgänge im Nerven erfahren haben, geht jedenfalls so viel hervor, dass auch im Nerven in der Länge der Faser hintereinander einzelne Theilchen mit selbstständiger Beweglichkeit und selbstständigen Kräften gelegen sein müssen. Wenn wir diese Theilchen, ohne über ihre

---

* S. Anmerkungen und Zusätze Nr. 14.

Natur etwas weiteres aussagen zu können, der Analogie wegen als „Nervenelemente“ bezeichnen und annehmen, dass in jedem solchen Nervenelement eine elektromotorische Kraft ihren Sitz habe, durch welche der Längsschnitt positive, die Querschnitte negative Spannung erhalten, so erklären sich dadurch ganz auf dieselbe Weise wie beim Muskel die Erscheinungen am ruhenden Nerven, und die negative Schwankung des Nervenstromes bei der Thätigkeit. Das ganz gleiche Verhalten des Nerven und des Muskels gegen Reize zeigen ja schon zur Genüge, dass beide in ihrem physikalischen Gefüge grosse Aehnlichkeit haben müssen, und das gleichartige Verhalten beider hinsichtlich der elektromotorischen Wirksamkeit ist ganz dazu angethan, uns in der Annahme gleichartiger Anordnung in ihren kleinsten Theilchen zu bestärken.

Aber Nerv und Muskel zeigen neben sehr vielen Uebereinstimmungen doch auch Unterschiede. Der Muskel verändert bei der Thätigkeit seine Form und vermag Arbeit zu leisten, der Nerv ist dessen nicht fähig. Der Nerv hingegen zeigt unter dem Einflusse constanter elektrischer Ströme die uns unter dem Namen des Elektrotonus bekannt gewordenen Veränderungen der Erregbarkeit, welchen, wie wir gesehen haben, Aenderungen in der Vertheilung der Spannungen an der Oberfläche des Nerven entsprechen. Von alle dem ist am Muskel nichts nachgewiesen. Es müssen also innerhalb der Nervenelemente noch andere Veränderungen vorgehen können, welche diese Spannungsänderungen bewirken.

Bekanntlich denkt man sich alle raumerfüllende Masse aus kleinen Theilchen zusammengesetzt, welche als Moleküle bezeichnet werden. In einem chemisch einfachen Körper, wie Wasserstoff, Sauerstoff, Schwefel, Eisen u. s. w. bestehen diese Moleküle alle aus untereinander gleichen Atomen; in einem chemisch zusammengesetzten Körper, wie Wasser, Kohlensäure u. dgl. ist jedes Molekul aus mehrern Atomen verschiedener Art zusammen-

gesetzt. Ein Wassermolekul z. B. besteht aus einem Atom Sauerstoff und zwei Atomen Wasserstoff, ein Kohlensäuremolekul besteht aus einem Atom Kohlenstoff und zwei Atomen Sauerstoff, ein Molekul Kochsalz besteht aus einem Atom Natrium und einem Atom Chlor u. s. w.* In einem Stück Kochsalz nun sind ausserordentlich viele solche aus Chlor und Natrium zusammengesetzte Moleküle enthalten, aber alle diese sind (sofern wir es mit reinem Kochsalz zu thun haben) untereinander gleichartig. Ein Muskel aber, ein Nerv oder sonst ein organisches Gewebe sind viel zusammengesetzter gebaut. In ihm sind Moleküle von Eiweiss, von Fetten, Salzen aller Art, Wasser u. s. w. untereinander gemengt. Ein kleines Stückchen eines solchen Gewebes ist in chemischer Beziehung noch als ein Gemenge sehr vieler verschiedener Stoffe anzusehen. Um Verwechselungen zu vermeiden, haben wir diese kleinen Theilchen, von denen wir annehmen, dass in ihnen schon alle Eigenschaften des Muskels oder Nerven enthalten seien, mit dem Namen „Muskelelement" oder „Nervenelement" bezeichnet, ein Name, welcher eben nichts weiter ausdrücken sollte, als eben ein Bruchstück eines Muskels oder eines Nerven. Ein solches Bruchstück ist also noch als sehr zusammengesetzt anzusehen. In ihm können sehr verwickelte chemische und physikalische Vorgänge platzgreifen, und die in ihrem eigensten Wesen uns noch völlig unbekannten Vorgänge der Muskel- und Nerventhätigkeit sind jedenfalls an solche Vorgänge gebunden. Wenn nun in einem solchen Muskel- oder Nervenelement auch elektrische Kräfte auftreten, so kann es nicht wundernehmen, dass diese auch allerlei Veränderungen eingehen können. Solcher Art müssen die Veränderungen sein, welche bei der Thätigkeit und bei dem Elektrotonus auftreten.

* Näheres über die atomistische und die Molekulartheorie findet man in: Cooke, Die Chemie der Gegenwart („Internationale wissenschaftliche Bibliothek", XVI. Bd.).

Wenn wir nun im Vorhergehenden hier und da von Muskel- oder Nervenmolekülen gesprochen haben, so deckte sich eigentlich dieser Begriff nicht ganz genau mit dem ganz klaren und festen Begriff des Molekuls im Sinne der Chemiker. Wir stellten uns dabei vielmehr etwas vor, was noch aus mannichfachen chemischen Substanzen gemengt eine Einheit anderer Ordnung darstellt. In diesem Sinne werden wir auch ferner noch der Kürze wegen zuweilen diesen Ausdruck gebrauchen, und nach der vorausgeschickten Auseinandersetzung wird dies wol gestattet sein, ohne Misverständnisse hervorzurufen. Ein Muskel- oder Nervenmolekul soll also eine auf bestimmte Art vereinigte Gruppe von chemischen Molekülen bedeuten, deren viele zusammen wieder ein Muskel-, beziehentlich Nervenelement ausmachen.

Die negative Schwankung des Muskel- und Nervenstromes haben wir uns als eine Bewegung dieser Muskel- beziehentlich Nervenmoleküle innerhalb unserer „Elemente“ vorgestellt, vermöge deren die Spannungsunterschiede zwischen Längsschnitt- und Querschnittseiten der Elemente geringer werden. Zur Erklärung der elektrischen Erscheinungen des Elektrotonus machen wir nun die Annahme, dass unter dem Einfluss der constanten elektrischen Ströme die Nervenmoleküle eine andere Lagerung annehmen, wodurch die Vertheilung der Spannungen an der Oberfläche des Nerven geändert wird. Diese Lageveränderung hält so lange an, als der elektrische Strom durch den Nerven fliesst, und verliert sich nach der Oeffnung des Stromes mehr oder weniger schnell. Sie findet zunächst nur innerhalb der Elektroden statt, pflanzt sich aber auf die extrapolaren Strecken fort und zwar mit der Entfernung von den Elektroden immer schwächer werdend. Zur Erläuterung dieser Vorstellung können wir das schon früher gebrauchte Beispiel anziehen, welches die Nervenmoleküle mit einer Reihe von Magnetnadeln vergleicht. Wenn in einer solchen Reihe einige in der Mitte durch eine äussere Einwirkung eine Lageveränderung erfahren, so

müssen auch die nach aussen gelegenen eine mit der Entfernung abnehmende Drehung vollführen. Oder wir können auch an die Vorstellung erinnern, welche sich die Physiker von der sogenannten Elektrolyse, der Zersetzung einer Flüssigkeit durch einen elektrischen Strom, gemacht haben. Alle diese Analogien können aber den Vorgang nicht weiter aufklären, als dass wir erkennen, wie ein elektrischer Strom in der That im Stande sein kann, zunächst innerhalb der Elektroden, dann aber auch ausserhalb derselben eine Lageveränderung der Muskel- und Nervenmoleküle hervorzubringen, welcher dann eine Aenderung der Spannungsvertheilung an der Oberfläche entsprechen muss.

7. Es bleibt uns noch übrig, zu erwägen, wie weit die erörterten Hypothesen auch zur Erklärung der elektrischen Erscheinungen bei den elektrischen Fischen und an den Drüsen verwerthet werden können. Den elektrischen Schlag der Zitterfische haben wir offenbar als ein *Analogon zur negativen Schwankung* des Muskel- und Nervenstromes aufzufassen. Der scheinbar schreiende Gegensatz, dass bei letzterm ein in der Ruhe vorhandener Strom bei der Thätigkeit schwächer wird, während bei den elektrischen Fischen ein in der Ruhe ganz unwirksames Organ bei der Thätigkeit einen Strom entwickelt, ergibt sich bei genauerer Betrachtung vom Standpunkt unserer Hypothese aus als ganz nebensächlich. Wenn nämlich in einem Organ äusserlich gar kein Strom nachweisbar ist, so folgt daraus noch nicht, dass im Innern desselben keine elektromotorischen Kräfte vorhanden seien. Ein Stück weiches Eisen ist an sich vollkommen unmagnetisch. Da es aber durch Annäherung eines Magneten oder durch Einwirkung eines elektrischen Stromes jederzeit in einen Magneten verwandelt werden kann, so stellen wir uns vor, dass schon im weichen Eisen die Molekularmagnete enthalten seien, nur nicht in so regelmässiger Anordnung, wie dies in Fig. 61, S. 226 von einem wirklichen Magneten

dargestellt wurde. Die Wirkung des angenäherten Magneten oder des elektrischen Stromes besteht also nach dieser Vorstellung nur darin, die im weichen Eisen unregelmässig gelagerten Molekularmagnete zu ordnen und dadurch ihre Wirkung nach aussen sichtbar hervortreten zu lassen. Wären uns am weichen Eisen gar keine magnetischen Wirkungen bekannt, so würde niemand jemals auf den Gedanken gekommen sein zu behaupten, dass in ihm dennoch magnetische Kräfte bestehen. Die Vergleichung aber mit den permanenten Magneten und die Möglichkeit, das ganz unmagnetische weiche Eisen jederzeit in einen Magneten verwandeln zu können, lässt uns die entwickelte Vorstellung ganz natürlich erscheinen. Ganz ebenso ist es nun mit den elektrischen Organen der Zitterfische. Die Thatsache, dass sie, an sich elektrisch unwirksam, unter dem Einfluss des Nerven elektrisch wirksam werden, zusammengehalten mit dem, was wir vom Nerven und Muskel wissen, führt uns ganz natürlich zu der Annahme, dass in der elektrischen Platte elektromotorische Kräfte vorhanden seien, aber in einer Anordnung, welche an der Oberfläche keinerlei merkliche Spannungsdifferenzen hervorruft. Unter der Einwirkung des thätigen Nerven erfahren nun die mit elektromotorischen Kräften begabten Theilchen eine Lageveränderung, es treten Spannungsdifferenzen zwischen den beiden Flächen der elektrischen Platte auf, und da alle elektrischen Platten eines Organs in demselben Sinne wirksam werden, so ist die Folge ein starker elektrischer Schlag, der trotz seiner mächtigen Wirkung doch von der negativen Schwankung des Muskel- und Nervenstromes sich nicht anders unterscheidet, als der starke Strom einer vielgliederigen galvanischen Batterie von dem schwachen Strom einer kleinen Kette.

Um die Uebereinstimmung zwischen dem elektrischen Organ einerseits und den Muskeln und Nerven auf der andern Seite noch deutlicher hervortreten zu lassen, wollen wir den Vergleich mit den magnetischen Er-

scheinungen noch weiter ausführen. Es sei AB (Fig. 65) ein Stück weiches Eisen, NS ein Magnet, welchen wir aus grosser Entfernung an den Eisenstab AB heran-

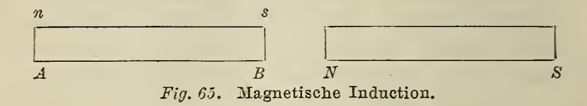


Fig. 65. Magnetische Induction.

bringen. Dadurch entsteht in AB Magnetismus, und zwar in A ein Nord-, in B ein Südpol. Nun denken wir uns statt des unmagnetischen Eisenstabes AB einen ganz gleichen, aber schon an sich magnetischen Stab $N_1 S_1$ (Fig. 66). In dem Augenblick, wo wir den

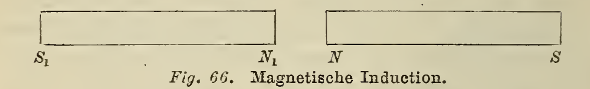


Fig. 66. Magnetische Induction.

Magneten NS annähern, wird der Magnetismus von $N_1 S_1$ schwächer werden, ganz aufhören oder sogar einem umgekehrten Platz machen. In beiden Fällen haben wir es mit demselben Vorgang der magnetischen Induction zu thun. Der ganze Unterschied ist der, dass die Induction das eine mal in einem Eisenstab platzgreift, dessen Molekularmagnete unregelmässig gelagert sind und der deshalb unmagnetisch erscheint, während im zweiten Fall der Eisenstab schon an sich magnetisch ist. So wird also durch die Induction das eine mal Magnetismus hervorgerufen, das andere mal vorhandener Magnetismus geschwächt; aber die Induction ist in beiden Fällen dieselbe. Ebenso werden durch den Nerveneinfluss in der elektrischen Platte elektrische Spannungen hervorgerufen, in dem Muskel die vorhandenen Spannungen verkleinert, aber der Vorgang in der elektrischen Platte und in dem Muskel ist doch derselbe.

Es bleibt uns nur übrig, wenige Worte von den

Drüsen zu sagen. Die Erscheinungen an diesen sind, soweit wir dies aus den wenigen bekannten Thatsachen zu schliessen vermögen, denen am Muskel so vollkommen gleich, dass die für den Muskel entwickelte Vorstellung ohne weiteres auf die Drüsen übertragen werden kann. In jedem Drüsenelement sind elektrische Kräfte vorhanden, welche den Grund der Drüse positiv, die offene Mündung negativ machen. Bei der Thätigkeit der Drüse werden diese Spannungsunterschiede kleiner. Wie viel dies mit dem Vorgange der Absonderung zu thun haben möge, darüber Vermuthungen aufzustellen, hat keinen Werth, da es den Vorgang doch nicht weiter aufzuklären vermöchte.

FUNFZEHNTES KAPITEL.

1. Zusammenhang von Nerv und Muskel; 2. Isolirte Erregung einzelner Muskelfasern; 3. Entladungshypothese; 4. Princip der Auslösung von Kräften; 5. Irritabilität der Muskelsubstanz; 6. Curare; 7. Chemische Reize; 8. Theorie der Thätigkeit des Nerven.

1. In den vorhergehenden Kapiteln haben wir die Eigenschaften der Muskeln und Nerven im einzelnen kennen gelernt. Der Muskel ist ausgezeichnet durch seine Fähigkeit sich zu verkürzen und dadurch Arbeit zu leisten. Der Nerv kann dies nicht, er ist nur im Stande, seinerseits die Thätigkeit des Muskels anzuregen. Wie kommt diese Anregung oder die Uebertragung der Thätigkeit von dem Nerven auf den Muskel zu Stande? Das ist die Frage, mit welcher wir uns zunächst zu beschäftigen haben.

Wollen wir das Spiel einer Maschine, eines Mechanismus verstehen, so müssen wir ihren Bau, die gegenseitige Lagerung der einzelnen Bestandtheile kennen. In unserm Falle kann uns nur die mikroskopische Untersuchung Aufschluss geben. Verfolgen wir den Nerven innerhalb des Muskels, so sehen wir, wie die einzelnen Fasern, welche in einem Bündel vereinigt eintreten, sich trennen und zwischen den Muskelfasern verlaufend sich im ganzen Muskel ausbreiten. Sodann sieht man, wie einzelne Nervenfasern sich theilen, und es erklärt sich so, wie jede Muskelfaser zuletzt von

einer Nervenfaser (lange Muskelfasern sogar von zweien) versorgt werden kann, obgleich die Zahl der in den Muskel eintretenden Nervenfasern meistens sehr viel geringer ist als die Zahl der den Muskel zusammensetzenden Muskelfasern. Bis der Nerv an die Muskelfaser herantritt, besitzt er noch alle drei charakteristischen Merkmale: Neurilemma, Markscheide und Achsen-

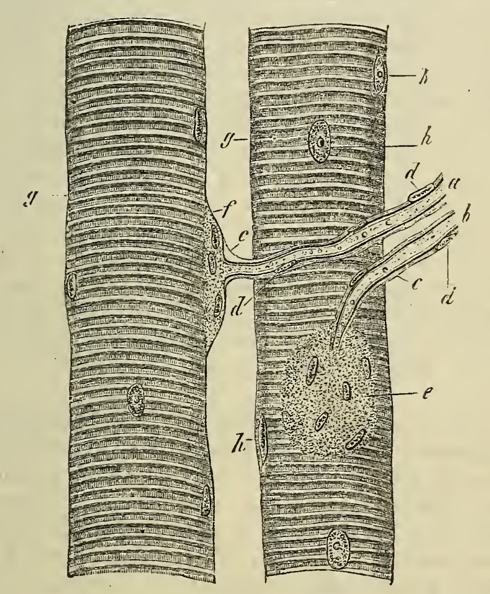


Fig. 67. Nervenendigung in den Muskeln eines Meerschweinchens.

cylinder. In der Nähe der Muskelfaser verschmälert er sich plötzlich, verliert die Markscheide, dann verbreitert er sich wieder, das Neurilemma verschmilzt mit dem Sarkolemma der Muskelfaser und der Achsencylinder geht unmittelbar in ein Gebilde über, das innerhalb des Sarkolemmaschlauchs in unmittelbarer Berührung mit der eigentlichen Muskelsubstanz liegt, und

welches Nervenendplatte genannt wird. Fig. 67 stellt diesen Uebergang des Nerven in den Muskel dar, wie er bei Säugethieren vorkommt. Bei andern Thieren ist die Form der Endplatte etwas abweichend, das Verhältniss zwischen Nerv und Muskel aber ist das gleiche. Das, worauf es ankommt, ist überall dasselbe: der Nerv tritt in unmittelbare Berührung mit der Muskelsubstanz. Darüber sind heutzutage alle Forscher einig. Unsicherheit herrscht nur über das, was aus der Endplatte weiter hervorgeht. Beim Frosch nämlich sieht man keine eigentliche Endplatte, sondern der Nerv theilt sich innerhalb des Sarkolemmas in eine Reihe von netzförmig verzweigten Aesten, welche man eine kurze Strecke weit von der Eintrittsstelle nach beiden Seiten hin verfolgen kann. In neuerer Zeit hat nun Professor Gerlach die Ansicht aufgestellt, dass dieses Netz sowol als die Nervenendplatte nicht das eigentliche Nervenende sind, sondern dass der Nerv die ganze Muskelsubstanz durchdringe und überall im Innern der Muskelfaser eine innige Vermengung von Nerv und Muskel vorhanden sei.

2. Wie dem nun auch sein mag, die Thatsache, dass Nervensubstanz und Muskelsubstanz in unmittelbare Berührung kommen, müssen wir als Ausgangspunkt für unsere Erklärungsversuche annehmen. Solange man glaubte, der Nerv bleibe an der Aussenfläche der Muskelfaser, war es schwer zu erklären, wie durch Reizung einzelner Fasern eines Nerven eine Zuckung einzelner Muskelfasern innerhalb des Muskels möglich sein soll. Denn die Nervenfasern berühren in ihrem Verlauf innerhalb des Muskels viele Muskelfasern von aussen, indem sie über diese wegziehen, um schliesslich an einer andern Muskelfaser zu enden. Man kann sich aber bei platten dünnen Muskeln überzeugen, dass bei geeigneter Reizung eines solchen Nervenfäserchens diejenigen Muskelfasern, über welche es wegzieht, in Ruhe bleiben und nur diejenigen zucken, in welchen

die Nervenfaser endigt. Sobald wir aber davon ausgehen, dass die in der Nervenfaser vorhandene Erregung nicht durch die Scheiden hindurchzudringen vermag, so ist es ganz klar, dass jede Erregung nur da auf die Muskelsubstanz einwirken kann, wo Nervensubstanz und Muskelsubstanz sich wirklich unmittelbar berühren, also innerhalb des Sarkolemmaschlauchs. Die Nervenscheide ist aber, wie wir schon wissen, ein wirklicher Isolator für den im Innern der Faser sich abspielenden Erregungsvorgang; denn eine Erregung einer Nervenfaser bleibt in dieser isolirt und überträgt sich nicht auf eine benachbarte Nervenfaser. Wie sollte sie sich also gar auf die Muskelsubstanz übertragen können, wenn sie von dieser nicht nur durch die Nervenscheide, sondern noch obendrein durch das Sarkolemma geschieden ist.

Wenn aber die Nervenfaser das Sarkolemma durchbricht, wie aus dem oben geschilderten mikroskopischen Befund hervorgeht, und wenn Nervensubstanz und Muskelsubstanz in unmittelbare Berührung kommen, dann ist die Uebertragung der im Nerven vorhandenen Erregung auf die Muskelsubstanz begreiflich. Dabei ist es zunächst gleichgültig, ob wir annehmen, dass der Nerv unmittelbar nach seinem Eintritt in das Sarkolemma mit einer Nervenplatte oder mit einem kurzen Nervennetz endigt, oder ob er, wie Gerlach will, sich weiter ausbreitet. Alles, was wir brauchen, um den Vorgang der Uebertragung begreiflich zu machen, ist zunächst nur unmittelbare Berührung, und diese ist, nach der einen wie nach der andern Anschauung gegeben. Aber, wenn auch begreiflich, ist der Vorgang doch noch nicht erklärt. Ein Erklärungsversuch muss aber an die festgestellten Thatsachen anknüpfen und diese alle berücksichtigen.

3. Es liegt nun sehr nahe, an die elektrischen Eigenschaften der Nerven und Muskeln zu denken und von diesen aus die Erklärung zu versuchen. Im Nerven

sind elektrische Spannungen vorhanden, welche während seiner Thätigkeit eine plötzliche Abnahme, eine sogenannte negative Schwankung erfahren. Solche plötzliche Schwankungen elektrischer Ströme sind aber, wie wir wissen, geeignet, den Muskel zu erregen. Danach können wir uns also den Vorgang etwa folgendermaassen vorstellen. Die im Nerven auf irgendeine Weise entstandene Erregung pflanzt sich in der Nervenfaser fort, bis sie an deren Ende anlangt; mit ihr ist ein elektrischer Vorgang verbunden, wodurch in dem Endapparat der Nervenfaser eine plötzliche elektrische Schwankung entsteht, und diese wirkt auf die Muskelsubstanz erregend, gerade wie ein unmittelbar von aussen auf den Muskel einwirkender Schlag denselben erregt haben würde.

Wir können die hier entwickelte Vorstellung mit E. du Bois-Reymond die Entladungshypothese nennen. Nach ihr stellen wir uns das Muskelende der Nervenfaser ähnlich wie eine elektrische Platte in den elektrischen Organen der Zitterfische vor. In dieser wird ja auch unter dem Einfluss der Nervenerregung eine elektrische Entladung hervorgerufen, welche im Stande ist, andere erregbare Gebilde, wie Muskeln u. dgl. zum Zucken zu bringen. Auf die zufällige äussere Aehnlichkeit der Nervenendplatte mit der elektrischen Platte legen wir dabei gar kein Gewicht. Die Frösche und viele andere Thiere haben ja gar keine Endplatte, und doch sind bei ihnen die Verhältnisse dieselben. Und auch wenn sich die Anschauungen von Gerlach bewähren und die Nervensubstanz in noch innigere Berührung mit der Muskelsubstanz kommt, als blos an ihrer Eintrittsstelle in den Muskelschlauch, so wird dadurch nichts in der Sache geändert. Alles, was wir voraussetzen, ist, dass in der Endausbreitung des Nerven, sie mag eine Form haben, welche sie wolle, eine elektrische Entladung entstehe, durch welche dann die Muskelsubstanz gereizt wird.

Nun aber scheint sich gegen diese Vorstellung wieder

dieselbe Schwierigkeit zu erheben, dass ein solcher elektrischer Schlag, wenn er im Nervenende entsteht, nicht blos die Muskelfaser, in welcher der Nerv endet, sondern auch die benachbarten Muskelfasern erregen müsste. Denn im Muskel und seinen Hüllen haben wir nirgends elektrische Isolatoren und ein irgendwo entstehender elektrischer Schlag kann und muss sich durch die ganze Muskelmasse verbreiten. Wenn wir aber die Gesetze der Stromausbreitung in unregelmässigen Leitern berücksichtigen, wie sie im zwölften Kapitel in ihren wesentlichen Zügen angedeutet wurde, so sehen wir, dass die Stärke der Ströme in unmittelbarer Nähe des Ortes, an welchem die Entladung vor sich geht, eine erhebliche sein kann, mit der Entfernung aber so schnell abnimmt, dass es leicht erklärlich ist, wie sie selbst in einer Muskelfaser, welche Wand an Wand mit der unmittelbar gereizten gelegen ist, ganz unmerklich werden kann. Gerade aus diesem Grunde müssen wir auf den Umstand, dass der Nerv in das Innere der Muskelfaser eindringt und dort in unmittelbare Berührung mit der Muskelsubstanz kommt, einen solchen Werth legen. Nur so ist es verständlich, dass eine im Nerven entstehende Entladung den Muskel reizt. Einmal in der Muskelsubstanz an einem Punkte entstanden kann aber die Erregung, wie wir schon wissen, innerhalb der Muskelfaser sich ausbreiten. Dies kann vielleicht ganz ohne Zuthun der Nervensubstanz erfolgen, und darum ist die von Gerlach behauptete Ausbreitung des Nerven innerhalb der Muskelsubstanz zur Erklärung der Vorgänge im Muskel nicht nothwendig.*

4. Wir nehmen also an, dass die im Nerven entstandene Erregung ihrerseits zu einem Reiz wird, der dann den Muskel erregt. Die im Muskel dadurch ins Spiel kommenden Kräfte vermögen, wie wir wissen, eine beträchtliche Arbeit zu leisten, welche in gar

* S. Anmerkungen und Zusätze Nr. 15.

keinem Verhältniss steht zu den geringfügigen Kräften, welche auf den Nerven wirken, und welche im Nerven selbst, während er die Erregung leitet, thätig sind. Der Nerv ist, um ein vielgebrauchtes, aber treffendes Gleichniss zu gebrauchen, nur der Funke, welcher die Pulvermine zur Explosion bringt, oder um das Gleichniss noch weiter fortzuspinnen, der Schwefelfaden, welcher an einem Ende entzündet wird, und dann die Entzündung bis zur Mine fortleitet, um diese zur Explosion zu veranlassen. Die Kräfte, welche im Muskel frei werden, sind chemische, aus der Oxydation seiner Stoffe entstandene; der vom Nerven ausgehende Reiz ist nur die Veranlassung, dass die im Muskel vorhandenen chemischen Kräfte ins Spiel kommen. Solche Vorgänge nennen die Physiker: Auslösung von Kräften. Der Nervenreiz löst also die Muskelkräfte aus; diese setzen sich in Wärme und mechanische Arbeit um. Bei jeder Auslösung ist die auslösende Kraft meistens sehr klein gegen die Kräfte, welche ausgelöst werden und unberechenbare Zeiten in träger Ruhe verharren können, wenn sie aber einmal ausgelöst werden, ungeheuerer Wirkungen fähig sind. Ein mächtiger Felsblock kann am Rande eines Abgrundes in labilem Gleichgewicht jahrelang liegen, bis irgendeine geringfügige Erschütterung ihn zum Fallen bringt und er ins Thal hinunterstürzend alles auf seinem Wege zertrümmert. Man behauptet sogar, die schwache Erschütterung der Luft durch den Schall eines Maulthierglöckchens sei ausreichend, den Schneeball zum Sturz zu veranlassen, der schliesslich als mächtige, alles verheerende Lavine ins Thal hinunterdonnert. Um solche Auslösung durch geringe Kräfte möglich zu machen, ist labiles Gleichgewicht nöthig. Es gibt aber auch ein chemisches labiles Gleichgewicht. Kohle und Sauerstoff können Jahrtausende nebeneinanderliegen, ohne sich miteinander zu verbinden. Innig miteinander gemengt, wie im Schiesspulver, oder noch näher aneinander, wie im Nitroglycerin, sind sie aber

im labilen Gleichgewicht; der geringste Anstoss genügt, ihre Verbindung zu Kohlensäure herbeizuführen, welche durch ihre Expansion die ungeheuere Arbeitsleistung ermöglicht.* Auch im Muskel liegen Kohlenstoff und Sauerstoff in solchem chemischen labilen Gleichgewicht nebeneinander und der Reiz des Nerven bewirkt die Auslösung, welche das Gleichgewicht stört. Eine Anordnung von der hier beschriebenen Art nennen wir empfindlich, weil eben schon ein geringfügiger Anstoss ausreicht, das labile Gleichgewicht zu stören und die Kraftentwickelung herbeizuführen. Der Muskel ist also eine empfindliche Maschine. Aber der Nerv ist in noch höherm Grade empfindlich, da die geringste Störung seines Gleichgewichts das Spiel der in ihm vorhandenen Kräfte herbeiführt. Nur sind diese Kräfte selbst keiner grossen Wirkungen fähig. Sie würden kaum nachweisbar sein, wenn diese empfindliche Maschine, welche wir Nerv nennen, nicht mit der ebenfalls empfindlichen Maschine, Muskel genannt, in einer Weise verknüpft wäre, dass die Thätigkeit der einen auslösend auf die andere einwirkt.

5. Eine empfindliche Maschine ist nicht gegen alle möglichen Anstösse gleich empfindlich. Dynamit** kann man mit dem Hammer auf dem Amboss schlagen, ohne dass es explodirt; man kann es mit einer Cigarre in Brand setzen, es brennt ruhig ab wie ein Feuerwerkskörper. Wenn es aber mit dem Funken eines Zündhütchens in Berühung kommt, explodirt es und entfaltet seine gewaltigen Wirkungen. Der Nerv ist empfindlich gegen elektrische Schläge, gewisse me-

---

* S. über diese Vorgänge Balfour Stewart, Die Erhaltung der Energie („Internationale wissenschaftliche Bibliothek“, IX, 183 fg.) und Cooke, Die Chemie der Gegenwart („Internationale wissenschaftliche Bibliothek“, XVI, 222).

** Dynamit ist ein Gemenge von Nitroglycerin mit Kieselguhr, einer aus kieselhaltigen Infusorienschalen bestehenden Erde.

chanische, thermische und chemische Einflüsse. Er ist unempfindlich gegen viele andere Einflüsse. Diejenigen Einwirkungen, gegen welche der Nerv empfindlich ist, haben wir **Reize** genannt. Der Muskel ist empfindlich gegen elektrische Schläge, gegen gewisse mechanische, thermische, chemische Reize, vor allen Dingen aber gegen die Einwirkung des thätigen Nerven. Diese kann, wie wir in den vorhergehenden Paragraphen gesehen haben, vielleicht auf elektrische Reizung zurückgeführt werden. Nun verhalten sich, wie man sieht, Muskel und Nerv gegen Reize im wesentlichen gleich. Da wir aber jetzt wissen, dass im Innern des Muskels zwischen seinen Fasern auch Nerven verlaufen, ja, dass diese sogar in das Innere der Muskelfasern eindringen, so kommt uns ein Bedenken. Vielleicht ist der Muskel gar nicht elektrisch, chemisch, thermisch und mechanisch reizbar. Vielleicht sind es, wenn wir diese Reize auf den Muskel einwirken lassen, immer nur die intramuskulären Nerven, welche wir reizen, und die dann erst ihrerseits auf die Muskelfasern einwirken. Mit andern Worten, es ist die Frage zu beantworten: **Ist der Muskel nur reizbar durch Vermittelung des Nerven oder auch unabhängig von diesem durch unmittelbare Einwirkung irgendwelcher Reize?**

Die Fragestellung ist durchaus nicht neu. Schon Albert von Haller, der Dichter und Physiologe (1708 — 77) hat sie aufgeworfen und er war wol auch nicht der erste, der es that. Haller entschied sich für die zweite der beiden Möglichkeiten. Er nannte diese Fähigkeit der Muskeln, gereizt zu werden, **Irritabilität**, und der Name ist seitdem geblieben. Haller fand lebhaften Widerspruch unter seinen Zeitgenossen, und es entspann sich ein Streit, welcher bis in die neueste Zeit fortgedauert hat. Zu Haller's Zeiten kannte man natürlich nur die gröbsten Nervenverzweigungen. Je weiter wir mit Hülfe des Mikroskops die Nerven ver-

folgen können, desto schwieriger wird selbstverständlich die Entscheidung der aufgeworfenen Frage.

6. Im Jahre 1856 machte der französische Physiologe Claude Bernard Versuche mit einem aus Guiana eingeführten Gifte, welches die dortigen Indianer zum Vergiften ihrer Pfeile benutzten. Es kommt unter dem Namen Curare, Worara oder Wurali als ein brauner eingedickter Pflanzensaft in ausgehöhlten kürbisartigen Früchten, sogenannten Kalebassen zu uns. Er fand, dass die mit solchem Curare vergifteten Thiere gelähmt werden, dass an den gelähmten Thieren die Reizung der Nervenstämme selbst mit den stärksten elektrischen oder andern Reizen ganz wirkungslos ist, während die Muskeln selbst noch gut reizbar bleiben. Das war eigentlich nichts Unerhörtes. Schon früher hatte Harless in München eine ähnliche Beobachtung an stark ätherisirten Thieren gemacht. Aber bald nachher fanden Koelliker in Würzburg und gleichzeitig auch Bernard selbst bei der Fortsetzung seiner Versuche etwas Neues. Wenn man bei einem Frosch die Blutgefässe in der Kniekehle unterbindet und dann das Thier mit Curare vergiftet, so wird der Unterschenkel nicht gelähmt. Man kann durch Reizung des Hüftnerven die Muskeln des Unterschenkels zur Zusammenziehung bringen, da, wo das Gift nicht in den Unterschenkel eindringen konnte, weil die betreffenden Gefässe unterbunden waren. Wie steht nun die Frage? Das Curare lähmt nicht die Muskeln, denn diese bleiben immer und überall reizbar; es lähmt aber auch nicht die Nervenstämme, denn diese bleiben reizbar, wenn das Gift nicht in den Muskel hineingelangen kann. Es bleibt nur eine Möglichkeit übrig: das Gift lähmt etwas, was zwischen dem Nervenstamm und der Muskelfaser liegt, darum kann der Nervenstamm nicht mehr auf den Muskel wirken. Wie, wenn dieses Etwas die Nervenendigungen wären? — Dann wäre ja die unmittelbare Erregbarkeit der Muskelsubstanz ohne Be-

theiligung der Nerven, die vielbestrittene Irritabilität bewiesen!

Die auffallende Erscheinung steht nicht allein da. Ganz wie das Curare verhalten sich auch einige andere Gifte, z. B. Nicotin, Coniin. Auch von diesen werden die Nervenstämme und die Muskelsubstanz nicht gelähmt, wol aber ein zwischen beiden gelegener Theil. Es fragt sich nur, wodurch kann man beweisen, dass dieser Theil gerade das allerletzte Nervenende sei. Wenn wir annehmen, dass diese Gifte irgendeinen zwischen Nervenstamm und Muskel gelegenen Theil lähmen, welcher eben nicht das allerletzte Ende ist, so sind alle oben auseinandergesetzten Erscheinungen auch vollkommen klar, aber für unsere Irritabilitätsfrage ist dabei nichts gewonnen.

Vergegenwärtigen wir uns nun die Verhältnisse der Nerven und ihres Uebergangs in die Muskelfaser, so können wir uns wol erklären, warum das Gift nicht auf die Nervenstämme wirkt. Die Nervenfasern erhalten nur wenig Blutgefässe, das im Blute aufgelöste Gift kann daher nur sehr langsam und in geringem Maasse zu ihnen kommen; ausserdem bildet wahrscheinlich die fettreiche Markscheide eine Art von schützender Hülle um den Achsencylinder. An der Eintrittsstelle des Nerven in die Muskelfaser aber verliert sich die Markscheide und gerade an dieser Stelle ist ein sehr entwickeltes Netz von Blutgefässen vorhanden. Wahrscheinlich ist es gerade die Nervenendplatte (oder die entsprechende Nervenverästelung bei den nackten Amphibien), welche so dem Angriff des Giftes am meisten ausgesetzt ist. Solange wir aber nicht beweisen können, dass dies wirklich das allerletzte Ende der Nervenfaser sei, bleibt den Gegnern der Irritabilitätslehre immer noch ein Ausweg übrig.

Man hat sich viel Mühe gegeben, Sicherheit über diesen Punkt zu erlangen. Vergleicht man einen mit Curare vergifteten Muskel mit einem gleichen, aber unvergifteten, so zeigt sich, dass der erstere weniger

erregbar ist, d. h. dass man stärkere Reize anwenden muss, um ihn zur Zuckung zu bringen. Man kann dies so erklären, dass die Muskelsubstanz zwar reizbar ist, aber schwerer erregbar als die intramuskulären Nerven. Für diese selbstständige Reizbarkeit der Muskelsubstanz können ferner noch folgende Wahrscheinlichkeitsgründe angeführt werden. Ein Nerv wird durch kurze, plötzliche Stromschwankungen bekanntlich sehr stark erregt, ein unvergifteter Muskel verhält sich ebenso, aber ein mit Curare vergifteter Muskel ist gegen sehr kurz dauernde Stromstösse weniger empfindlich als gegen langsamer verlaufende. Schreiben wir der Muskelsubstanz selbstständige Reizbarkeit zu, dann würde ihr nur eine grössere Trägheit innewohnen als der Nervensubstanz, sodass die reizenden Einwirkungen eben längere Zeit brauchen, um wirksam zu werden. Bei den Nerven ist ferner nachgewiesen worden, dass Ströme, welche senkrecht auf die Längsrichtung der Nervenfaser verlaufen, ganz unwirksam sind. Bei curarisirten Muskeln kann man gar keinen Unterschied in dieser Beziehung nachweisen. Will man trotzdem die Irritabilität leugnen, so muss man annehmen, dass es sich bei diesen Versuchen um Unterschiede zwischen den Nervenfasern und ihren letzten Endigungen handle. Nun sind aber Nerven und Muskeln offenbar einander sehr ähnlich und man käme leicht dazu, zwischen Nervenfasern und Nervenenden erhebliche Unterschiede anzunehmen, während diese Nervenenden von der Muskelsubstanz sich dann in gar nichts weiter unterscheiden würden, als dass man eben den erstern die Fähigkeit, gereizt werden zu können, zugesteht, welche man der letztern abspricht. Der ganze Streit verflüchtigt sich also, wie man sieht, in einen leeren Wortstreit, ob man dieses etwas, das zwischen den Nervenfasern und der Muskelsubstanz liegen soll, noch zu den Nerven oder schon zum Muskel zurechnen soll.

7. Die vielbesprochene Irritabilitätsfrage ist, wie aus

dem Vorhergehenden ersichtlich geworden sein wird, hauptsächlich dadurch entstanden, dass dieselben Reize, welche auf den Nerven wirken, auch auf den Muskel, und zwar auch auf den mit Curare vergifteten Muskel einzuwirken vermögen. Kleine Unterschiede haben wir aber schon kennen gelernt, und wenn es gelänge, grössere Unterschiede nachzuweisen, insbesondere wenn es gelänge, Reize aufzufinden, welche auf die Muskelsubstanz wirken, auf die Nervensubstanz dagegen nicht, so wäre damit für die Irritabilitätslehre ein neuer Standpunkt gewonnen. Keine Art der Reizung ist so mannichfaltiger Abwechselungen fähig als die chemische. Aus der unendlichen Zahl von chemischen Körpern können wir diejenigen heraussuchen, welche überhaupt den Nerven oder Muskel reizen und jeden von diesen können wir in den verschiedensten Concentrationsgraden der Probe unterwerfen. Wenn es überhaupt Unterschiede zwischen Nervensubstanz und Muskelsubstanz gibt, so ist hierbei die Wahrscheinlichkeit vorhanden, dass wir sie auffinden. Von diesen Voraussetzungen ausgehend hat Kühne das Verhalten von Nerven und Muskeln gegen chemische Reize untersucht, und es ist ihm in der That gelungen, einige Unterschiede aufzufinden.

Um das Verhalten der Nerven und Muskeln gegen chemische Reize zu untersuchen, verfährt man am besten so, dass man einen Querschnitt anlegt und die zu prüfende Substanz an diesen Querschnitt heranbringt. Zur Prüfung benutzt man am besten einen dünnen, parallelfaserigen Muskel, meistens den *Musculus sartorius* vom Oberschenkel. Man hängt ihn in einer Klemme, die seine untere spitze Sehne festklemmt, auf, also verkehrt und schneidet sein oberes, jetzt nach unten hängendes Ende ab. An den so erzeugten Querschnitt bringt man die Flüssigkeit, welche man prüfen will, und sieht, ob eine Zuckung eintritt oder nicht. Man kann dann die kurze benetzte Strecke abschneiden und den Versuch wiederholen und so fort, solange der

Muskel reicht. Aehnlich verfährt man mit dem Nerven; man benutzt dazu den Hüftnerven, wie bei allen Reizversuchen, entweder mit dem ganzen Unterschenkel oder mit dem Wadenmuskel allein. Handelt es sich darum, flüchtige Körper, Dämpfe oder Gase zu prüfen, so muss man die Muskeln auf geeignete Weise von den Nerven abschliessen.

Der Muskel ist gegen einige Stoffe ausserordentlich empfindlich. Salzsäure, ein Theil mit 1000 bis 2000 Theilen Wasser verdünnt, gibt starke Zuckungen. Von Ammoniak genügt die geringste Spur, um starke Contraction zu bewirken. Man muss sich deshalb bei diesen Versuchen des Rauchens enthalten, weil die im Tabacksrauch enthaltene sehr geringe Ammoniakmenge ausreicht, fortwährend Zuckungen zu bewirken. Der Nerv hingegen ist gegen Salzsäure viel weniger empfindlich und gegen Ammoniak durchaus unempfindlich. Man kann den Nerv in die stärkste Ammoniaklösung tauchen; er stirbt darin sehr schnell ab, er wird aber nicht dadurch gereizt. Dies sind die auffallendsten Unterschiede. Ausserdem ist noch zu erwähnen, dass Glycerin und Milchsäure in concentrirtem Zustande reizend auf den Nerven wirken, auf den Muskel nicht, und dass bei vielen andern Stoffen (Alkalien, Salze) kleine Unterschiede vorkommen, indem bald bei den Nerven, bald bei den Muskeln eine etwas geringere Concentration schon ausreicht, Zuckung zu bewirken.

Wie man sieht, sind die Unterschiede ausserordentlich gering. Kühne legt aber dennoch Werth auf dieselben und schliesst aus ihnen zu Gunsten der Irritabilitätslehre. Er stützt diesen Schluss noch durch folgende Beobachtungen. Für die specifischen Muskelreize (Ammoniak — höchst verdünnte Salzsäure) ist es ganz gleichgültig, ob man mit gewöhnlichen Muskeln arbeitet oder mit solchen, die man vorher mit Curare vergiftet hat. Es macht auch keinen Unterschied, ob man durch den Nerven eines solchen Sartorius einen starken aufsteigenden Strom leitet, und dadurch die

intramuskulären Nervenverästelungen in starken Anelektrotonus versetzt, also lähmt. Er sieht darin einen Beweis, dass eben bei dieser Art der Reizung die im Muskel sich verbreitenden Nerven ganz unbetheiligt sind. Er hat ferner gefunden, dass die Nerven im Sartorius nicht gleichmässig vertheilt sind. Sie treten etwas unterhalb der Mitte des Muskels ein und vertheilen sich zwischen den Muskelfasern nach oben und unten, aber man kann sie nicht bis an die Enden des Muskels verfolgen, sondern an diesen Enden gibt es 2 bis 3 Mmt. lange Strecken, wo wenigstens keine gröbern Nervenfasern mehr vorhanden sind. (Ob an diesen Stellen noch das von Gerlach behauptete, innerhalb des Sarkolemmas gelegene Nervennetz vorkommt, ist eine andere Frage, auf die es hier nicht ankommt.) Die eigentlichen Muskelreize wirken nun an diesen Stellen genau ebenso wie an den andern Stellen, dagegen die Nervenreize (concentrirte Milchsäure und Glycerin) können an den Enden niemals wirken, während sie an den nervenhaltigen Theilen einzelne Zuckungen hervorrufen. Diese nervenhaltigen Theile sind auch elektrisch erregbarer als die Enden; durch Curare und durch Anelektrotonus wird ihre Erregbarkeit herabgesetzt, die der nervenfreien Enden aber bleibt unverändert.

Es sind allerlei Einwendungen gegen die Beweiskraft dieser Schlüsse gemacht worden. Ich für meinen Theil möchte aber gerade aus der Geringfügigkeit der Unterschiede zwischen Nerv und Muskel auch in dieser Beziehung nur eine neue Stütze für die Ansicht finden, dass diese beiden sich in allen Stücken so ähnlichen Organe (wir kennen bisher nur zwei durchgreifende Unterschiede, nämlich, dass der Muskel contractil ist, der Nerv nicht, und dass der am Nerven vorkommende Elektrotonus am Muskel nicht nachgewiesen werden kann) auch ganz gut in der Eigenschaft der Reizbarkeit einander gleich sein können, und dass diejenigen, welche diese Eigenschaft bestreiten, gezwungen sind, zwischen dem Nerven und dem Muskel eine Zwischensubstanz

anzunehmen, die sich vom Nerven fast mehr unterscheidet als der Muskel selbst.

8. Fassen wir das Vorhergehende zusammen, so können wir sagen: Ein bindender Beweis für die selbstständige Reizbarkeit (Irritabilität) des Muskels ist nicht gegeben; ebenso wenig aber ist sie widerlegt. Um zu verstehen, wie der Nerv auf den Muskel wirkt, muss man annehmen, dass der Muskel durch ihn gereizt wird, und deshalb liegt, bei der sonstigen Aehnlichkeit zwischen Nerv und Muskel, kein zureichender Grund vor, zu bestreiten, dass er auch durch andere Reize (elektrische, chemische, mechanische, thermische) gereizt werden kann. Bei der oben auseinandergesetzten Theorie von der Art der Einwirkung auf den Muskel haben wir angenommen, dass diese Reizung auf elektrischem Wege zu Stande komme. Wir haben also dabei schon stillschweigend vorausgesetzt, dass der Muskel elektrisch reizbar sei. Will man diese Voraussetzung nicht gelten lassen, so kann man nur sagen, dass der im Nerven entstandene Molekularvorgang auf den Muskel übertragen werde, was aber keine Erklärung, sondern ein Verzicht auf jede Erklärung ist. Unsere Hypothese dagegen hat den unbestreitbaren Vortheil, dass sie an einen gut bekannten Vorgang anknüpft, nämlich an die negative Schwankung im Nerven bei der Thätigkeit desselben. Dass die einmal im Nerven entstandene negative Schwankung sich bis an das Nervenende fortpflanzt, ist als selbstverständlich anzusehen, und vorausgesetzt, dass sie die nöthige Stärke hat, kann sie dann auch als Reiz für den Muskel wirken.

Nun haben wir schon an einer frühern Stelle gesehen, dass man den Nerven als aus einer Reihe von hintereinander gelagerten Theilchen zusammengesetzt ansehen muss, deren jedes durch eigene Kräfte und durch die Einwirkung der benachbarten Theilchen in einer bestimmten Lage festgehalten wird. Was auf den Nerven als Reiz wirken soll, muss die Theilchen

aus dieser Lage bringen und eine Erschütterung erzeugen, welche sich dann fortpflanzt, indem die veränderte Lage eines Theilchens eine Störung in dem Gleichgewicht des Nachbartheilchens verursacht, also auch dieses in Bewegung setzt. Als die Folge dieser Bewegung der Nerventheilchen haben wir die negative Schwankung anzusehen, indem durch die Bewegung die elektrisch wirksamen Theile in eine veränderte Anordnung gerathen, also nach aussen anders wirken müssen. Sowie aber diese Lageveränderung der Nerventheilchen im Stande ist, eine auf geeignete Weise mit dem Nerven verbundene Multiplicatornadel in Bewegung zu setzen, so muss auch der im Nerven entstandene elektrische Vorgang im Stande sein, auf den Muskel zu wirken, falls dieser gegen elektrische Schwankungen empfindlich ist. Und dies war die Voraussetzung, von welcher wir ausgegangen sind, und welche nach den obigen Auseinandersetzungen als durchaus zulässig erachtet werden muss. Weiter in die Erklärung des Vorgangs der Nerven- und Muskelthätigkeit vorzudringen und die zum Theil noch sehr unbestimmten Vorstellungen durch bestimmtere zu ersetzen, ist aber bei dem jetzigen Stande der Wissenschaft unmöglich.

SECHZEHNTES KAPITEL.

1. Verschiedene Arten von Nerven; 2. Mangel nachweisbarer Unterschiede der Fasern; 3. Eigenschaften der Nervenzellen; 4. Verschiedene Arten von Nervenzellen; 5. Willkürliche und automatische Bewegung; 6. Reflexbewegung und Mitempfindung; 7. Empfindung und Bewusstsein; 8. Hemmung; 9. Specifische Energien der Nervenzellen; 10. Schluss.

1. Wir haben uns bisher ausschliesslich mit denjenigen Nerven beschäftigt, welche mit Muskeln in Verbindung stehen, und durch deren Thätigkeit die zugehörigen Muskeln in Thätigkeit versetzt werden. Nur gelegentlich haben wir auch auf andere Arten von Nerven hingewiesen. Aber die Schwierigkeit, dass zur Erforschung der Nerventhätigkeit, welche sich durch keinerlei sichtbare Veränderung am Nerven selbst zu erkennen gibt, ein passendes Reagens nöthig ist, zwang uns vorerst zur Beschränkung unserer Studien auf die Muskelnerven oder *motorischen* Nerven, bei denen uns eben der Muskel den Dienst eines solchen Reagens leistete. Es wird nun unsere Aufgabe sein, zu untersuchen, wieweit die an den motorischen Nerven gewonnenen Erfahrungen und die daraus abgeleiteten Anschauungen auch auf die übrigen Nerven anwendbar sind.

Ausser den eigentlichen motorischen Nerven können wir noch solche unterscheiden, welche auf die glatten Muskelfasern der Blutgefässe wirken, und durch diese eine Verengerung der kleinern Gefässe und damit eine

Regelung des Blutstromes bewirken. Man nennt sie vasomotorische oder gefässverengernde Nerven. Sie unterscheiden sich aber von den andern motorischen Nerven gar nicht. Anders ist es schon mit den secretorischen oder Drüsennerven, welche wir auch schon zu erwähnen Gelegenheit hatten. Wenn diese Nerven gereizt werden, so beginnt die zugehörige Drüse abzusondern. Die Verbindung dieser Nerven mit den Drüsen muss in physiologischer Beziehung eine ganz gleiche sein, wie die der motorischen Nerven mit den Muskeln. Wenn die letztern gereizt werden, so gerathen die mit ihnen zusammenhängenden Muskeln gleichfalls in Thätigkeit. Ebenso bewirken die Drüsennerven, wenn sie gereizt werden, dass die mit ihnen zusammenhängenden Drüsen in Thätigkeit gerathen. Dass diese Thätigkeit eine ganz andere ist als die der Muskeln, liegt offenbar an dem ganz verschiedenen Bau der Drüsen und der Muskeln. Eine Drüse kann sich nicht zusammenziehen, wie ein Muskel; wenn sie in Thätigkeit geräth, so sondert sie einen Saft ab, das ist eben ihre Thätigkeit. Bei allen diesen Nerven haben wir also keinen Grund, irgendeine Verschiedenheit anzunehmen, die Unterschiede in den Endapparaten, in welchen die Nerven endigen, genügen, um die Unterschiede in den Erscheinungen vollkommen zu erklären.

Nun gibt es aber noch andere Nerven, deren Wirkungen viel schwieriger zu verstehen sind. Hierher gehören alle Sinnesnerven. Werden diese gereizt, so bewirken sie Empfindungen, aber diese sind untereinander verschieden, bald Licht-, bald Schallempfindungen u. s. w. Ausserdem können diese Nerven auf eigenthümliche Weise erregt werden, die einen durch Lichtwellen, die andern durch Schallschwingungen, noch andere durch Wärmestrahlen, immer aber nur, wenn diese Einflüsse an den Enden der betreffenden Nerven einwirken. Hier ist es nicht so ohne weiteres klar, dass diese Nerven unter sich und den vorher genannten gleichartig seien. Noch schwieriger endlich ist

die Wirkung einer letzten Klasse von Nerven zu verstehen, welche von den Physiologen als Hemmungsnerven bezeichnet werden. Das Herz schlägt bekanntlich während des ganzen Lebens unaufhörlich. Nun gibt es einen Nerven, welcher in das Herz hineingeht, und wenn man diesen Nerven reizt, so hört das Herz auf zu schlagen, um wieder anzufangen, wenn man mit der Nervenreizung aufhört. Diese merkwürdige Thatsache wurde von Ed. Weber entdeckt und Hemmung benannt. Wie kommt es aber, dass ein Nerv durch seine Thätigkeit einen in Bewegung begriffenen Muskel zur Ruhe bringen kann?

2. Ehe wir diese und die andern soeben aufgeworfenen Fragen zu beantworten versuchen, wird es nöthig sein, zu entscheiden, ob an diesen verschiedenen Nerven, die so ganz verschiedene Wirkungen hervorbringen, irgendwelche Unterschiede nachweisbar sind. Wir haben ja in den vorhergehenden Kapiteln so viele Einzelheiten von den Nerven kennen gelernt, unter andern auch Eigenschaften, welche unabhängig vom Muskel untersucht werden können, dass die Hoffnung nicht als ganz unberechtigt angesehen werden darf, Unterschiede in den Nerven, falls solche vorhanden sind, auch auffinden zu können. Wenn uns dies aber nicht gelingt, wenn alle Nervenfasern, nach allen möglichen Rücksichten untersucht, sich als durchaus gleichartig ergeben sollten, dann wird es wol gestattet sein, sie auch für wirklich gleichartig zu halten, und die Erklärung ihrer verschiedenartigen Wirkungen in andern Umständen zu suchen.

Nun ist es allerdings vollkommen unmöglich, Unterschiede zwischen den verschiedenen Nerven nachzuweisen. Die mikroskopische Untersuchung zeigt keinerlei Verschiedenheiten, denn der schon früher angegebene Unterschied zwischen markhaltigen und marklosen Fasern ist für die vorliegende Frage ohne Bedeutung. Wir sind gezwungen, anzunehmen, dass die Markscheide für die

Thätigkeit des Nerven überhaupt von untergeordneter Bedeutung ist. Jedenfalls geht das Vorhandensein oder Fehlen einer solchen Markscheide durchaus nicht parallel mit Verschiedenheiten in den physiologischen Wirkungen der Nerven. Ebenso wenig Werth ist auf die kleinen Unterschiede in den Dickendurchmessern der einzelnen Nervenfasern zu legen. Auch die experimentelle Prüfung zeigt keine Unterschiede. Gegen Reize verhalten sich alle Nerven gleich, die elektromotorischen Wirkungen sind bei allen die nämlichen. Wir können in allen diesen Beziehungen einfach auf die vorhergehenden Kapitel verweisen, denn was wir dort auseinander gesetzt haben, gilt für alle Arten von Nervenfasern in der gleichen Weise.

Wenn aber demnach alle Arten von Nervenfasern untereinander gleich sind, so bleibt nichts übrig, als die Verschiedenheit ihrer Wirkungen durch die Verknüpfung mit verschiedenen Endapparaten zu erklären. Wir haben von dieser Erklärung schon Gebrauch gemacht, um die Unterschiede der motorischen und secretorischen Nerven zu verstehen; versuchen wir nun, ob dasselbe Princip auch für alle andern Nerven ausreichend ist.

3. Während die motorischen und secretorischen Nerven ihre Endorgane in der Peripherie des Körpers haben, wirken die sensiblen oder Empfindungsnerven auf Apparate, welche in den Centralorganen des Nervensystems gelegen sind. Ein Reiz, der einen motorischen Nerven trifft, muss, um zur Erscheinung zu kommen, sich nach der Peripherie fortpflanzen, bis er an den dort gelegenen Muskel kommt; ein Reiz hingegen, welcher einen sensiblen Nerven trifft, muss nach dem Centrum hin fortgepflanzt werden, wenn er eine Wirkung auslösen soll. Man nennt daher die erstern Nerven wol auch *centrifugale*, die letztern *centripetale*. Wir haben jedoch schon früher gesehen, dass dies nicht etwa auf einem Unterschied der Nerven

selbst beruht, sondern dass jede Nervenfaser, wenn sie irgendwo an einer Stelle ihres Verlaufs getroffen wird, die Erregung nach beiden Seiten hin fortleitet, und wir haben damals schon vorausgesetzt, dass die einseitige Wirkung auf der Art der Verknüpfung der Fasern mit den Endapparaten beruhen möge. (Vgl. Kap. XIII, §. 3, S. 213.)

Nachdem wir uns nun mit den an der Peripherie gelegenen Endapparaten der motorischen Nerven, den Muskeln nämlich, eingehend beschäftigt hatten, waren wir in der Lage, die Vorgänge in der motorischen Faser zu erforschen. Um jetzt auch zu einem Verständniss der Wirkung der sensiblen Fasern zu gelangen, wird es daher nothwendig sein, die nervösen Centralorgane erst etwas genauer kennen zu lernen.

Die Centralorgane des Nervensystems enthalten, wie wir gesehen haben (Kap. VII, §. 1, S. 102 fg.) neben Nervenfasern auch noch zellenartige Gebilde, Ganglienzellen, Nervenzellen oder auch Ganglienkugeln genannt. Sie sind nicht immer kugelig, sondern haben meist unregelmässige Formen. Neben den in Fig. 27 (S. 103) abgebildeten Formen, welche hier und da zerstreut im Verlauf der peripherischen Nerven vorkommen, zeigen sich in den Centralorganen viel häufiger Formen, wie sie Fig. 68 darstellt. Sie haben meistens viele (4, 6 ja bis zu 20) Fortsätze, welche sich theilen und miteinander verbinden oder Netze bilden. Viele Zellen zeigen einen Fortsatz, welcher sich von den andern unterscheidet und in eine Nervenfaser übergeht (Nervenfortsatz, vgl. Fig. 68 *1a* und *3c*). Diese Nervenfortsätze gehen aus dem Centralorgan heraus und bilden ausserhalb die peripherischen Nerven. Innerhalb der Centralorgane bilden die Fortsätze der Ganglienzellen ein sehr schwer zu entwirrendes Netz von Fasern; dazwischen aber verlaufen andere Fasern, welche den peripherischen Nervenfasern durchaus gleichen. Es ist kein zwingender Grund vorhanden, diesen Fasern der Centralorgane andere Eigenschaften

zuzusprechen, als den peripherischen Fasern. Wenn wir aber an den Centralorganen Erscheinungen beobachten, welche an peripherischen Nervenfasern niemals vorkommen, so liegt es nahe, diese auf die Anwesenheit der Ganglienzellen zurückzuführen.

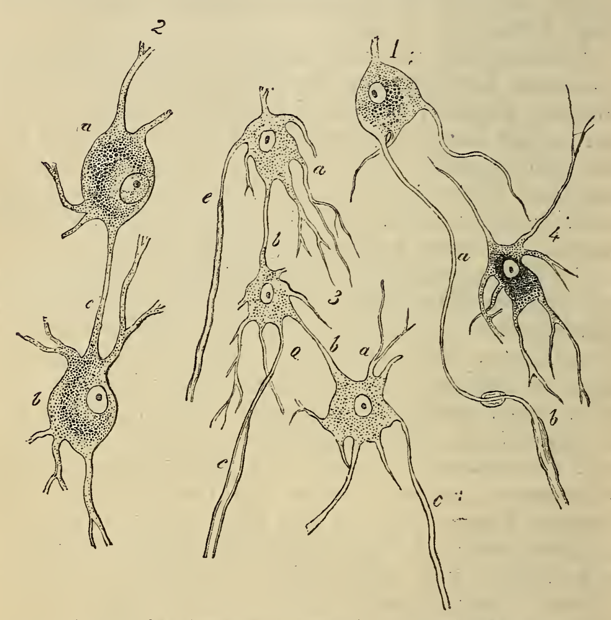


Fig. 68. Ganglienzellen aus dem Gehirn des Menschen.
1) eine Ganglienzelle, deren einer Fortsatz *a* zum Achsencylinder einer Nervenfaser *b* wird; *2)* zwei Zellen, *a* und *b*, welche untereinander zusammenhängen; *3)* schematische Darstellung dreier zusammenhängender Zellen, deren jede in eine Nervenfaser (*c*) übergeht; *4)* Ganglienzelle, theilweise mit schwarzem Pigment gefüllt.

In der That weisen nun alle Organe, welche Nervenzellen enthalten, die Centralorgane sowol als die peripherischen Organe, in denen sie, wenn auch spärlicher, vorhanden sind, eine Reihe von Eigenthümlichkeiten auf, die wir als durch die Nervenzellen bedingt ansehen

müssen. Und da wir nirgends im Stande sind, die Nervenzellen allein zu untersuchen, sondern immer nur im Zusammenhang und gemischt mit Nervenfasern, so bleibt uns nichts übrig, als sorgfältig die Unterschiede in dem Verhalten dieser Organe von den gewöhnlichen Nervenfasern festzustellen und alles, was nicht von den Nervenfasern geleistet werden kann, als Eigenschaft der Nervenzellen anzusehen.

Von den Nervenfasern wissen wir, dass sie reizbar sind, dass sie die in ihnen entstandene Erregung fortleiten und am Endorgan auf dieses übertragen können. Die Erregung kann in einer Nervenfaser niemals von selbst entstehen, sondern immer nur infolge eines von aussen einwirkenden Reizes, und kann von einer Nervenfaser niemals auf eine andere übergehen, sondern bleibt stets in der erregten Faser isolirt.

Wo aber Nervenzellen vorhanden sind, da gelten diese Gesetze nicht. Solange eine Nervenfaser von Gehirn und Rückenmark oder einem der peripherisch gelegenen Nervenzellenhaufen unversehrt zu einem Muskel verläuft, sehen wir ohne nachweisbare äussere Veranlassung Erregungen entstehen, und durch Vermittelung der Nerven auf die Muskeln wirken, theils in regelmässigen Zeiträumen unabhängig vom Willen, theils von Zeit zu Zeit durch den Willen veranlasst. Wo ferner Nervenzellen vorhanden sind, sehen wir, dass Erregungen, welche durch eine Nervenfaser dem Centralorgan zugeführt werden, dort auf andere Nervenfasern übertragen werden können. Drittens endlich sehen wir, dass Erregungen, welche durch Nervenfasern dem Centralorgan zugeführt werden, dort einen eigenthümlichen Vorgang hervorrufen, den wir Empfindung und Bewusstsein nennen. Viertens endlich kommt die oben erwähnte merkwürdige Erscheinung der Hemmung von Bewegungen auch nur da vor, wo Nervenzellen vorhanden sind. Wir müssen also den Nervenzellen folgende vier Eigenschaften zuschreiben, welche den Nervenfasern durchaus fehlen:

1) In ihnen kann die Erregung selbstständig entstehen, d. h. ohne nachweisbaren äussern Reiz.
2) Sie können die Uebertragung der Erregung von einer Faser auf eine andere vermitteln.
3) Sie können eine ihnen zugeleitete Erregung aufnehmen und in bewusste Empfindung umsetzen.
4) Sie vermögen die Unterdrückung (Hemmung) einer vorhandenen Erregung zu vermitteln.

4. Das eben Gesagte ist jedoch keineswegs so zu verstehen, dass alle Ganglienzellen alle diese Fähigkeiten zugleich haben. Vielmehr müssen wir annehmen, dass jede Nervenzelle nur eine von diesen Functionen versieht, ja, dass noch feinere Unterschiede zwischen ihnen vorkommen, sodass z. B. diejenigen Nervenzellen, welche die Empfindung vermitteln, unter sich verschieden sind, und jede nur eine ganz bestimmte Art von Empfindung vermittelt. Dies ist keine blosse Hypothese, sondern es sprechen ganz sichere Thatsachen für diese Auffassung. Bewusste Empfindungen kommen nur im Gehirn zu Stande, und die verschiedenen Theile des Gehirns können einzeln entfernt werden oder erkranken, und dann fehlen einzelne Arten von Empfindungen, während andere ungestört bleiben. Wenn das ganze Gehirn entfernt wird, so genügen die Nervenzellen des Rückenmarks allein, um die Erscheinungen der Uebertragung der Erregung von einer Nervenfaser auf die andere in ausgedehntester Weise zu vermitteln. Wiederum gibt es bestimmte Hirngebiete, welche allein im Stande sind, in sich selbstständige Erregungen zu erzeugen, und gewisse Anhäufungen von Nervenzellen, welche ausserhalb der eigentlichen nervösen Centralorgane liegen, haben dieselbe Fähigkeit. Bei den mannichfaltigen Formen, welche die Nervenzellen zei-

gen, kommt es auch oft vor, dass die Zellen gewisser Regionen, an denen nur bestimmte Fähigkeiten nachweisbar sind, in ihren Formen untereinander übereinstimmen und von denen anderer Gegenden, denen andere Fähigkeiten zukommen, abweichen. Doch ist es bisher nicht gelungen, so charakteristische Unterschiede der Formen und so bestimmte Beziehungen zwischen Form und Function der Nervenzellen aufzufinden, dass man aus der Form einer Zelle auf ihre Function einen bindenden Schluss ziehen könnte. Wir sind vielmehr darauf angewiesen, durch Experimente am Thier und Erfahrungen am Krankenbett Schritt für Schritt zu ermitteln, welche Functionen den Zellen eines bestimmten Gebietes zukommen. Und bei dem verwickelten, durchaus noch nicht vollständig erforschten Bau der nervösen Centralorgane kann es nicht wundernehmen, dass diese Aufgabe noch durchaus nicht vollständig gelöst ist. Da wir nun in diesem Werke nicht von der Physiologie der einzelnen Theile des Nervensystems handeln wollen, sondern uns nur mit den allgemeinen Eigenschaften der Elemente, aus denen das Nervensystem zusammengesetzt ist, zu beschäftigen haben, so können wir auf die Einzelheiten nicht eingehen, sondern es kommt uns nur darauf an, festzustellen, welcher Leistungen die Nervenzellen überhaupt fähig sind, und die Thatsache gebührend hervorzuheben, dass jede einzelne Nervenzelle wahrscheinlich immer nur für eine bestimmte dieser Leistungen befähigt ist. Wir wollen nun diese Fähigkeiten noch einzeln durchgehen und die Thatsachen beleuchten, welche zum Beweis derselben dienen.

5. Die selbstständige Entstehung von Erregungen tritt entweder willkürlich oder unwillkürlich auf. Wir können unsere Muskeln zu jeder Zeit willkürlich zusammenziehen, freilich nicht alle; denn manche Muskeln, besonders die glatten, folgen unserm Willen nicht, sondern contrahiren sich nur auf andere Veranlassungen

hin. Zuweilen ist die mangelnde Fähigkeit zur willkürlichen Zusammenziehung gewisser Muskeln übrigens nur einem Mangel an Uebung zuzuschreiben, wie wir daraus sehen, dass manche Menschen ihre Kopfhaut oder die Ohrmuschel willkürlich zu bewegen im Stande sind, was den meisten Menschen gar nicht oder doch nur in sehr beschränktem Grade gelingt. Ebenso ist es Sache der Uebung, wie weit der Wille eine beschränkte Contraction einzelner Muskeln oder Theile eines Muskels bewirken kann. Anfängern im Klavierspiel fällt es schwer, einzelne Finger unabhängig von andern zu bewegen, was sie durch Uebung bald erlernen. Sobald bei einer von uns beabsichtigten Muskelcontraction eine andere, unbeabsichtigte, gleichzeitig miterfolgt, so nennen wir das eine Mitbewegung. Solche Mitbewegungen treten zuweilen krankhaft auf. Stotterer z. B. zucken, wenn sie sprechen wollen, mit den Gesichtsmuskeln oder auch gar mit den Armen. Es ist auch beobachtet worden, dass bei Lähmungen nach Hirnblutungen die willkürlich nicht möglichen Bewegungen der gelähmten Glieder als Mitbewegungen unwillkürlich auftraten. Manche Mitbewegungen sind ein für allemal im Organismus gegeben, so tritt z. B. bei der Richtung des Auges nach innen zugleich eine Verengung der Pupille und eine Zusammenziehung des Accommodationsmuskels auf, durch welche das Auge für das Sehen in der Nähe befähigt wird. Man hat diese Mitbewegung als einen Fall der Uebertragung der Erregung von einer Nervenfaser auf eine andere betrachten wollen; wie mir scheint, jedoch mit Unrecht. Denn es ist durch nichts bewiesen, dass die Erregung zuerst in einer Faser entstanden ist, und dann erst auf andere Fasern überging, sondern es ist einfacher anzunehmen, dass durch den Willen zu gleicher Zeit die verschiedenen Fasern erregt wurden, sei es, dass die isolirte Erregung einzelner dieser Fasern wegen der anatomischen Anordnung der Nerven überhaupt unmöglich ist, oder dass es sich nur um eine ungenügende

Beschränkung des willkürlichen Einflusses aus Mangel an Uebung, aus einer Ungeschicklichkeit des Willens handelt.

Wenn wir nun fragen, wie überhaupt die willkürliche Erregung der Nervenfasern in den Nervenzellen zu Stande kommt, so muss die Physiologie die Antwort darauf schuldig bleiben. Auf die Frage, ob es überhaupt eine rein willkürliche Erregung gibt in dem Sinne, dass gar keine Anregung von aussen auf das Gehirn einwirkte, sondern es ganz aus sich heraus die Erregung erzeugte, wollen wir hier nicht weiter eingehen. Sicher ist nur, dass in sehr vielen Fällen eine Handlung als eine ganz willkürliche erscheint, welche sich bei genauerer Zergliederung des Vorgangs als die Folge äusserer Einwirkungen herausstellt. Aber der physiologische Vorgang, durch welchen (mit oder ohne jene äussern Einwirkungen) in den Nervenzellen die Erregung entsteht, welche dann durch die Nervenfaser zu den Muskeln geleitet wird, ist uns bislang vollkommen dunkel, und wenn man sagt, dass es eine Molekularbewegung der materiellen Theilchen der Nervenzelle sei, so ist damit nichts erklärt, sondern nur unsere Ueberzeugung ausgedrückt, dass es kein übernatürliches Phänomen, sondern ein physikalischer Process sei, analog dem Erregungsvorgang in den peripherischen Nerven.

Unwillkürliche Bewegungen treten theils in unregelmässiger Weise als Zuckungen, Krämpfe, theils in regelmässiger Weise auf, wie die Athembewegungen, Herzbewegungen, Zusammenziehungen der Gefässmuskulatur, der Darmmuskeln u. dgl. Letztere, welche während des ganzen Lebens mehr oder weniger gleichmässig stattfinden und grösstentheils für das normale Bestehen der Lebenserscheinungen von einschneidender Wichtigkeit sind, wurden natürlich vorzugsweise eingehender Untersuchung unterworfen. Man bezeichnet sie als automatische Bewegungen, d. h. also als solche, welche ohne Zuthun des Willens und scheinbar ohne

alle Veranlassung ganz von selbst stattfinden. Nichtsdestoweniger ist es gerade hier gelungen, die Ursachen, welche die Erregung der betreffenden Nervenzellen bedingen, bis zu einem gewissen Grade sicher festzustellen.

Man kann die automatischen Bewegungen eintheilen in rhythmische, bei welchen Zusammenziehung und Erschlaffung der betreffenden Muskeln in regelmässiger Weise abwechseln (Athembewegungen, Herzbewegungen), in tonische, bei denen die Zusammenziehungen mehr gleichmässig anhalten, wenn auch in der Stärke der Zusammenziehung Schwankungen vorkommen (Zusammenziehung der Gefässmuskeln, der Regenbogenhaut des Auges) und in unregelmässige (peristaltische Bewegung der Därme). Unsere Kenntniss der automatischen Bewegungen knüpft hauptsächlich an die Athembewegungen an, aber die dort gewonnenen Anschauungen lassen sich auf die übrigen ohne weiteres anwenden. Es wird daher genügen, die Athembewegungen hier zu besprechen.

Unmittelbar nach der Geburt beginnt der erste Athemzug, und diese Bewegungen dauern dann während des ganzen Lebens fort. Bei den höhern Thieren (Säugern und Vögeln) sind sie zur Unterhaltung des Lebens unbedingt erforderlich, denn ohne sie wird dem Blute nicht genug Sauerstoff zugeführt, um alle Lebensprocesse zu unterhalten. Umgekehrt hören, wenn aus irgendeinem Grunde das Organ, von welchem die Erregung der Athemmuskeln ausgeht, nicht hinreichend ernährt wird oder sonst in seinem Bestand leidet, die Athembewegungen auf, und das Leben ist bedroht. Dieses Organ ist eine beschränkte Stelle im verlängerten Mark, am Boden der sogenannten Rautengrube gelegen, aus einem Haufen von Nervenzellen gebildet, in welchen die Erregungen entstehen und durch die Nerven den Athemmuskeln zugeführt werden. Wir nennen es das Athemcentrum, auch wol Lebensknoten (*nœud vital* der Franzosen), wegen seiner Wichtigkeit

für das Leben. Es ist das die Stelle, welche der Matador im Stiergefecht mit geschicktem Messerstoss treffen muss, um das wüthend gemachte Thier sofort zu Boden zu werfen; es ist die Stelle, welche durch eine Verrenkung zwischen dem ersten und zweiten Halswirbel zerquetscht augenblicklichen Tod beim sogenannten Genickbrechen zur Folge hat. Was veranlasst nun die Nervenzellen dieses Athemcentrums zu dieser unablässigen Thätigkeit? Es ist nachgewiesen worden, dass die Ursache in der Beschaffenheit des Blutes liegt. Wenn das Blut ganz vollständig mit Sauerstoff gesättigt ist, dann stellt das Athemcentrum seine Thätigkeit ein.* Wenn das Blut sauerstoffärmer wird, werden die Athembewegungen stärker.

Weit entfernt also, ganz von selbst und ohne äussern Anlass thätig sein zu müssen, werden die Nervenzellen des Athemcentrums auch von aussen her zu ihrer Thätigkeit veranlasst. Sie sind nur viel empfindlicher wie die Nervenfasern, sodass sie schon durch kleine Aenderungen im Gasgehalt des sie umspülenden Blutes beeinflusst werden. Und ganz wie die Zellen des Athemcentrums verhalten sich auch die übrigen automatischen Nervenzellen. Nur kommen zwischen ihnen geringe Empfindlichkeitsunterschiede vor, sodass einige schon bei dem durchschnittlichen Sauerstoffgehalt des Blutes

---

* Man kann jederzeit leicht an sich selbst den Versuch anstellen, welcher dies beweist. Man achte eine Zeit lang auf seine Athembewegungen und merke sich ihre Tiefe und Häufigkeit. Dann athme man acht bis zehn mal hintereinander recht tief und langsam ein und aus. Man bringt dadurch sehr viel mehr Luft in die Lungen, als bei gewöhnlicher Athmung, und das Blut kann sich deshalb ganz mit Sauerstoff sättigen. Wenn man nun aufhört, willkürlich zu athmen, so wird man finden, dass 20 Secunden und mehr verfliessen, ehe wieder ein Athemzug kommt, so lange nämlich, als der in Vorrath eingenommene Sauerstoff vorhält. Dann erst beginnen die Athemzüge, erst ganz schwach, dann immer stärker werdend, bis die frühere regelmässige Athmung wiederhergestellt ist.

erregt werden, andere erst bei geringern Graden, wie sie im Leben nur zuweilen vorkommen.

Es würde uns zu weit führen, die hier kurz vorgetragene Lehre auch für die andern automatischen Bewegungsvorgänge im einzelnen durchzuführen. Es möge die Bemerkung genügen, dass eine ähnliche Vorstellung von dem Zustandekommen der Herzbewegungen sehr nahe liegt, dass aber ein experimenteller Beweis für ihre Richtigkeit bisher nicht geliefert werden konnte. Nicht ganz so schwierig ist die Frage nach der Ursache der Darmbewegungen; jedenfalls gelten die für die Nervenzellen des Athmungscentrums ermittelten Grundsätze auch für alle andern automatischen Centra.* Beim Herzen und bei dem Darm ist noch zu erwähnen, dass die Nervenzellen, von denen die automatische Wirkung ausgeht, innerhalb der betreffenden Organe selbst gelegen sind. Deshalb können diese Organe noch Bewegungen zeigen, wenn die Nervencentren zerstört oder die Organe aus dem Körper ausgeschnitten sind.

6. Die durch Nervenzellen vermittelte Uebertragung einer Erregung von einer Nervenfaser auf eine andere tritt am klarsten hervor bei den sogenannten Reflexen. Unter Reflex versteht man den Uebergang einer Erregung, welche auf eine sensible Faser eingewirkt hat, und durch diese zu den Nervenzellen fortgeleitet worden ist, auf eine centrifugale Faser, durch welche sie wieder aus dem Centrum zurückgeleitet (gleichsam an demselben wie ein Lichtstrahl an einem Spiegel reflectirt) wird und an einer andern Stelle zur Erscheinung kommt. Der Reflex kann entweder auf eine

---

* Diejenigen, welche sich genauer über den Gegenstand zu unterrichten wünschen, verweise ich auf meine Schrift: Bemerkungen über die Thätigkeit der automatischen Nervencentra, insbesondere über die Athembewegungen (Erlangen 1875).

motorische Faser erfolgen, dann spricht man von einer Reflexbewegung, oder auf eine secretorische oder Hemmungsfaser. Der erstere Fall ist der häufigere und bekanntere. Als Beispiel einer solchen Reflexbewegung führe ich an den Schluss der Augenlider bei Reizung der Gefühlsnerven des Auges, das Niesen bei Reizung der Nasenschleimhaut, das Husten bei Reizung der Schleimhaut der Athmungsorgane. Ueberall, wo sensible Nerven durch Nervenzellen mit motorischen Nerven zusammenhängen, können solche Reflexbewegungen zu Stande kommen. Köpft man ein Thier und kneipt eine Zehe, so wird das Bein angezogen und es entstehen Zuckungen in ihm. Die Reflexbewegungen werden hier durch die Nervenzellen des Rückenmarks vermittelt und die Entfernung des Gehirns wirkt begünstigend, abgesehen davon, dass die Einmischung willkürlicher Bewegungen ausgeschlossen wird.

Dass die Nervenzellen bei diesem Vorgang eine Rolle spielen, und dass es sich nicht einfach um einen unmittelbaren Uebergang der Erregung von einer sensiblen Nervenfaser auf eine daneben liegende motorische Nervenfaser handelt, ist unzweifelhaft. Abgesehen davon, dass ein solcher Uebergang immer nur da stattfindet, wo nachweislich Nervenzellen vorhanden sind, spricht dafür auch der Umstand, dass der Vorgang der Reflexübertragung eine sehr merkliche Zeit in Anspruch nimmt, welche sehr viel länger ist als die zur Leitung in den Nervenfasern erforderliche Zeit. Bei unsern jetzigen Kenntnissen von dem Bau der nervösen Centralorgane kann es als ausgemacht gelten, dass ein unmittelbarer Zusammenhang zwischen sensiblen und motorischen Nervenfasern nirgends besteht, wohl aber ein mittelbarer, eben durch die Nervenzellen vermittelter. So ist also die Möglichkeit zur Fortpflanzung einer Erregung von einer sensiblen Nervenfaser durch eine Nervenzelle hindurch zu einer motorischen Nervenfaser gegeben. Zugleich ist es begreiflich, wie bei dem Zusammenhang der Nervenzellen untereinander der Ueber-

gang einer Erregung von irgendeiner sensiblen Nervenfaser auf jede beliebige motorische Nervenfaser möglich ist, indem diese Erregung von Nervenzelle zu Nervenzelle fortschreitet und von jeder wieder in eine motorische Faser übertreten kann. Aus der Länge der Zeit aber, welche zur Uebertragung des Reflexreizes nothwendig ist, müssen wir schliessen, dass die Fortleitung der Erregung in den Nervenzellen einen erheblichen Widerstand zu überwinden hat. Dieser Widerstand wächst natürlich mit der Zahl der zu durchlaufenden Nervenzellen, deshalb ist die Reflexübertragung von einer bestimmten sensiblen Faser auf verschiedene motorische Nervenfasern ungleich schwer, um so schwieriger, je mehr Zellen zwischen beiden liegen. Alles dies stimmt mit den experimentell festgestellten Thatsachen. Auch erklärt sich so, warum durch manche Einflüsse die Reflexübertragung nicht nur an und für sich erleichtert, sondern ganz besonders der Uebergang der Erregung auf entferntere motorische Fasern ermöglicht wird. Der bekannteste dieser Einflüsse ist die Vergiftung mit Strychnin. Die Reflexübertragung wird durch dieselbe so erleichtert, dass die leiseste Berührung einer Hautstelle, ja die Erschütterung durch einen Luftzug ausreichen kann, sämmtliche Muskeln des Körpers in einen heftigen Reflextetanus zu versetzen.

Insofern eine jede zu den Nervencentren gelangende Erregung einer sensiblen Faser eine bewusste Empfindung veranlassen kann, muss die Ausbreitung der Erregung innerhalb der Centren dieselbe Wirkung haben, als wenn eine grössere Zahl von Erregungen mehrerer sensibler Fasern zu gleicher Zeit zum Centrum gelangt wären. Dieser Vorgang, welcher aber nur bei starken Erregungen stattfindet, wird mit dem Namen Mitempfindung bezeichnet. Man empfindet neben der Erregung der unmittelbar betroffenen Nervenzellen eben noch die Ausbreitung der Erregung auf andere Nervenzellen mit. Man spricht auch von Ausstrahlung

oder Irradiation des sensiblen Reizes, weil die Erregung von dem einen unmittelbar getroffenen Punkte aus sich in einem gewissen Bezirke auszubreiten scheint.

7. Diese Erscheinung wird noch klarer werden, wenn wir uns über das Zustandekommen bewusster Empfindungen überhaupt und die Vorstellungen, die sich an sie knüpfen, näher unterrichtet haben werden. Damit solche bewusste Empfindungen entstehen, scheint es unbedingt nothwendig zu sein, dass die Erregungen bis zum Grosshirn gelangen. Ob auch andere Theile des Gehirns oder gar das Rückenmark fähig seien, bewusste Empfindungen zu vermitteln, ist mindestens sehr zweifelhaft, jedenfalls nicht bewiesen.* Wenn aber die Erregungen ins Gehirn gelangen, so entstehen nicht blos Gefühle, sondern auch ganz bestimmte Vorstellungen über die Art der Erregung, ihre Ursache und den Ort ihrer Einwirkung. Zuweilen allerdings fehlt diese Wirkung, der Reiz tritt nicht ins Bewusstsein, z. B.

* Der Streit über die sogenannte Rückenmarksseele, d. h. die Frage, ob auch in den Nervenzellen des Rückenmarks bewusste (mehr oder weniger klare) Vorstellungen zu Stande kommen, wurde eine Zeit lang sehr lebhaft geführt, ruht aber jetzt ganz. Meiner Ueberzeugung nach ist die ganze Fragestellung eine unwissenschaftliche, weil die Frage mit den Hülfsmitteln der Untersuchung, die uns zu Gebote stehen, einfach nicht zu lösen ist. Ueber unsere eigenen Empfindungen und Vorstellungen gibt uns unser Bewusstsein Aufschluss, über diejenigen anderer erhalten wir Aufklärung durch die Sprache. Wo diese fehlt, ist das Urtheil stets unsicher, z. B. wenn wir aus dem Benehmen von Menschen auf ihre Gefühle schliessen wollen. Die Bewegungen eines hirnlosen Thieres zu deuten, ist aber noch viel unsicherer und es kann uns daher nicht wundernehmen, wenn zwei Beobachter aus denselben Thatsachen ganz verschiedene Folgerungen ziehen, der eine sie für einfache Reflexe erklärt, der andere aber der Meinung ist, dass ein solches Benehmen unter solchen Umständen nur durch bewusste Empfindungen und Vorstellungen zu erklären sei. Je niedriger die Entwickelungsstufe des Thieres ist, desto unsicherer ist natürlich das Urtheil.

wenn die Aufmerksamkeit nach einer andern Richtung sehr in Anspruch genommen ist, oder im Schlaf. Der Reiz kann dann eine Reflexbewegung hervorrufen, bleibt aber unbewusst. Dass die Entstehung bewusster Vorstellungen gleichfalls eine Thätigkeit von Nervenzellen ist, steht fest, und zwar sind es die Zellen der grauen Hirnrinde, welche diese Thätigkeit besitzen. Dagegen sind wir vollkommen ausser Stande, auch nur eine Andeutung geben zu können, wie dies Bewusstsein zu Stande kommt. Molekularvorgänge in den Nervenzellen mögen es sein, welche durch die zugeleitete Erregung entstehen, aber Molekularvorgänge sind eben nichts als Bewegungen der Moleküle, und wie solche Bewegungen andere Bewegungen bewirken, können wir verstehen; wie sie aber zum Bewusstsein kommen können, das ist uns völlig dunkel.*

Die durch verschiedene sensible Nerven zugeleiteten Erregungen wirken nicht in gleicher Weise auf unser Gehirn, und die durch sie erzeugten Empfindungen sind unter sich verschieden. Danach unterscheiden wir die verschiedenen Sinnesempfindungen und innerhalb eines und desselben Sinnes auch noch Unterarten, wie die Farben im Bereich der Lichtempfindungen, die verschiedenen Tonhöhen im Bereich der Schallempfindungen u. s. w. Da nun alle Nervenfasern, welche die verschiedenen Empfindungen vermitteln, sich in nichts voneinander unterscheiden, so bleibt nichts anderes übrig, als den Grund der verschiedenen Empfindungen in den Nervenzellen zu suchen. Wie wir angenommen haben, dass motorische Nervenzellen sich von empfindenden unterscheiden, so müssen wir noch weiter annehmen,

* E. du Bois-Reymond hat diese Frage in seiner Rede auf der Naturforscherversammlung in Leipzig weiter erörtert: Ueber die Grenzen des Naturerkennens (Leipzig 1872). Einige neuere Naturphilosophen scheinen die Schwierigkeit damit umgehen zu wollen, dass sie, in Anlehnung an Schopenhauer, allen Molekülen Empfindung und Bewusstsein zuschreiben, doch scheint mir damit nichts gewonnen zu sein.

dass unter den empfindenden Nervenzellen einzelne sind, deren Erregung immer die Vorstellung von Licht, andere wieder, deren Erregung immer nur die Vorstellung von Schall, wieder andere, deren Erregung immer nur die Vorstellung eines Geschmacks hervorruft u. s. f. Mit dieser Annahme ist es nun durchaus im Einklang, dass es auf die äussere Ursache, welche eine Erregung irgendeiner Nervenfaser bewirkt, ganz und gar nicht ankommt, sondern dass jede Erregung einer bestimmten Nervenfaser immer eine bestimmte Empfindung zur Folge hat. So können wir den Sehnerven mechanisch oder elektrisch reizen und erhalten dadurch eine Lichtempfindung, mechanische oder elektrische Reizung des Hörnerven bewirkt Hörempfindungen, elektrische Reizung der Geschmacksnerven bewirkt ebensolche Geschmacksempfindungen wie die Einwirkung schmeckender Stoffe. Ja, es kommt vor, dass die erregende Ursache im Gehirn selbst ihren Sitz hat und die Nervenzellen unmittelbar erregt, und die Empfindungen, welche dadurch hervorgerufen werden, sind von denen nicht zu unterscheiden, welche durch Vermittelung der Nerven zu Stande kommen. So entstehen die subjectiven Empfindungen, Hallucinationen u. dgl., welche in veränderter Beschaffenheit des Blutes ihren Grund haben oder in gesteigerter Empfindlichkeit der Nervenzellen.

Wo auch immer die Erregung stattfinden möge, in den Nervenzellen selbst oder irgendwo im Verlauf der zu den Zellen hinführenden Nerven, das Bewusstsein bezieht die Empfindung immer auf eine ausserhalb vorhandene Erregungsursache. Wird der Sehnerv gedrückt, so glaubt man einen Lichtschein ausserhalb des Körpers zu sehen, wird ein Gefühlsnerv irgendwo in seinem Verlauf gereizt (z. B. der Elnbogennerv in der Knochenfurche am Elnbogenbein), so fühlt man etwas in den Ausbreitungen des Nerven in der Haut (in unserm Beispiel an den beiden letzten Fingern und am äussern Rande des Handtellers). Unser Vorstellungs-

vermögen projicirt also jede ihm zum Bewusstsein kommende Empfindung immer nach aussen, nämlich dahin, wo in der Regel die Ursache der Erregung zu sein pflegt. Dieses sogenannte Gesetz der excentrischen Empfindungen findet eine ungezwungene Erklärung in der Annahme, dass die Vorstellung von dem Ort der einwirkenden Ursache eine durch die Erfahrung erworbene sei.* Man sieht leicht ein, dass dies eine nothwendige Folge der von uns angenommenen Eigenschaften der Nervenzellen ist. Wenn die Nervenzelle erregt wird, muss immer dieselbe Empfindung und dieselbe Vorstellung entstehen. Ebenso wenig wie es einen Unterschied für einen Muskel macht, ob die ihm durch einen motorischen Nerven zugeleitete Erregung von einer höhern oder tiefern Stelle des Nerven herkommt, und ob der Nerv mechanisch, elektrisch oder durch den Willen erregt worden ist, ebenso wenig kann der Vorgang in der Nervenzelle abhängen von dem Ort und der Art der Erregung. Wenn die Umstände, unter denen die Erregung zu Stande kam, von den gewöhnlichen abweichen, so entsteht daher eine sogenannte Sinnestäuschung, d. h. ein falsches Urtheil auf Grund einer an sich ganz klaren und richtigen Empfindung.

8. Die letzte der von uns den Nervenzellen zugeschriebenen Fähigkeiten, die Vermittelung der Hemmung einer Bewegung, ist in ihrem Wesen noch sehr dunkel. Wir kennen die Thatsache der Hemmung bisher hauptsächlich bei den automatischen Bewegungen, doch kommt auch eine Hemmung von Reflexen vor, wie schon daraus gefolgert werden kann, dass durch Nerventhätig-

---

* Näheres über diesen Punkt, den wir hier nicht weiter verfolgen können, findet man bei Bernstein, Die fünf Sinne des Menschen („Internationale wissenschaftliche Bibliothek", XII. Bd.), und bei Huxley, Grundzüge der Physiologie (herausgegeben von Rosenthal), S. 128 fg.

keit, besonders vom Gehirn aus, das Entstehen von Reflexen erschwert wird. Wie von den automatischen Bewegungen die Athembewegungen die am besten bekannten sind, so knüpfen auch die gangbaren Vorstellungen über die Hemmungsnerven an sie an. Wir haben im §. 5 auseinandergesetzt, wie die Athembewegungen durch Erregung der Nervenzellen des Athemcentrums zu Stande kommen. Nun kann man aber diese Bewegungen aufheben oder hemmen, trotz des Vorhandenseins aller sonstigen Bedingungen, wenn man gewisse Nervenfasern reizt, welche von der Schleimhaut der Luftwege zu diesem Athemcentrum hinziehen. Das was diese Hemmungsnerven von den zum Herzen gehenden unterscheidet, ist der Umstand, dass man bei den letztern nicht weiss, ob sie zu den Muskeln des Herzens oder zu den im Herzen gelegenen Nervenzellen gehen, ein Zweifel, welcher bei den erstern wegen der anatomischen Anordnung fortfällt. Man hätte von den Hemmungsfasern des Herzens annehmen können, dass sie auf irgendeine Weise die Muskeln unfähig machen, sich zu contrahiren; bei den Hemmungsnerven für die Athmung kann man solche Annahme sofort von der Hand weisen, da sie mit den Athemmuskeln in gar keine Berührung kommen. Es bleibt also nur die Erklärung übrig, dass die Hemmungsnerven auf die Nervenzellen wirken, in denen die Erregung entsteht, sei es, dass sie die Erregung überhaupt nicht zu Stande kommen lassen, oder dass sie verhindern, dass die Erregung von den Nervenzellen, in welchen sie entsteht, zu den betreffenden motorischen Nervenzellen gelangt. Man hat aus mancherlei Gründen dieser letzten Vorstellung den Vorzug gegeben. Man denkt sich, dass die automatisch wirkenden Ganglienzellen nicht unmittelbar mit den betreffenden Nervenfasern zusammenhängen, sondern dass dort noch leitende Zwischenapparate vorhanden seien, die einen grossen Widerstand darbieten. Auf diese Weise kann man das Zustandekommen der rhythmischen Bewegungen erklären und zugleich die

Hemmung. Die letztere besteht nämlich dann in einer Vermehrung jenes Widerstandes, wodurch die Bewegungen zeitweise ganz unterbrochen werden.*

Wir kennen Hemmungsnerven fast für alle automatischen Apparate und für alle passt die eben angedeutete Erklärung. Dieselbe kann aber ohne weiteres auf die Hemmung von Reflexen übertragen werden, denn auch bei dem Uebergang der Erregung von sensiblen Nerven auf motorische ist ja ein sehr grosser Widerstand zu überwinden, und eine Vermehrung dieses Widerstandes muss den Uebergang der Erregung unmöglich machen und somit die Reflexe unterdrücken. Unsere Kenntniss der hierher gehörigen Thatsachen ist aber bisher noch keineswegs vollständig und ein abschliessendes Urtheil über den Gegenstand deshalb zur Zeit noch unmöglich.

Nur andeuten will ich ferner, dass auch die entgegengesetzte Einwirkung, nämlich eine Erleichterung des Ueberganges der Erregung von den Nervenzellen, in denen sie entsteht, zu den peripherischen Nervenbahnen, vorzukommen scheint.

Endlich beobachtet man zuweilen, dass bei andauernder gleichmässiger Reizung solcher Nerventheile, welche Nervenzellen enthalten, statt einer gleichmässigen tetanischen Zusammenziehung der betreffenden Muskeln eine rhythmische oder auch eine unregelmässige Bewegung entsteht, was offenbar auch auf dieselbe Weise zu erklären ist wie die rhythmische automatische Thätigkeit. Die gleichmässige Erregung wird, da sie Nervenzellen zu passiren hat, durch den in diesen vorhandenen grossen Widerstand modificirt und in eine rhythmische Bewegung umgesetzt, während bei unmittelbarer Verbindung von Nerv und Muskel der letztere auf andauernde Erregung des Nerven auch mit gleichmässiger andauernder Zusammenziehung antwortet.

---

* S. meine oben schon angeführte Schrift über die automatischen Nervencentren.

9. Aus allen diesen Erörterungen geht also mit Sicherheit hervor, dass die Nervenfasern untereinander gleichartig sind, und dass die verschiedenen Arten ihrer Wirkung auf ihre Verbindung mit verschiedenartigen Nervenzellen zurückzuführen sind. Dieser Auffassung scheint es aber zu widersprechen, dass die verschiedenen Sinnesnerven durch ganz verschiedene Einflüsse erregt werden können und zwar jeder von ihnen nur durch ganz bestimmte, der Sehnerv nur durch Licht, der Hörnerv nur durch Schall u. s. w. Es wäre aber trotzdem falsch, daraus zu schliessen, dass der Sehnerv wirklich von dem Hörnerven verschieden sei. Untersuchen wir nämlich die Sache genauer, so zeigt sich, dass der Sehnerv durch Licht gar nicht erregt werden kann. Wir können das stärkste Sonnenlicht auf den Sehnerven fallen lassen, ohne dass er erregt wird. Gegen Licht empfindlich ist nicht der Nerv, sondern ein besonderer Endapparat in der Netzhaut des Auges, mit welchem der Sehnerv in Verbindung steht. Und ganz das Gleiche gilt von allen andern Sinnesnerven, jeder ist an seinem peripheren Ende mit einem besondern Aufnahmeapparat versehen, welcher durch bestimmte Einwirkungen erregt werden kann, und diese Einwirkungen dann auf den Nerven überträgt. Von der Verschiedenheit des Baues dieser Endapparate hängt es ab, welche Einwirkungen auf sie erregend wirken oder nicht. Einmal in den Nerven eingetreten ist die Erregung immer ein und dieselbe. Dass sie dann verschiedene Empfindungen in uns hervorruft, hängt aber wieder von den Eigenschaften der Nervenzellen ab, in denen die Nervenfasern enden. Wenn wir uns vorstellen, dass der Hörnerv und der Sehnerv eines Menschen durchschnitten und das peripherische Ende des Hörnerven mit dem centralen Ende des Sehnerven, und umgekehrt das periphere Ende des Sehnerven mit dem centralen Ende des Hörnerven verheilt wären, so würden die Klänge eines Orchesters in uns die Empfindung von Licht und Farben und der Anblick eines farben-

reichen Bildes in uns die Empfindung von Schalleindrücken hervorrufen. Die Empfindungen, welche wir durch äussere Eindrücke erhalten, sind also nicht abhängig von der Natur dieser Eindrücke, sondern von der Natur unserer Nervenzellen. Wir empfinden nicht, was auf unsern Körper einwirkt, sondern nur, was in unserm Gehirn vorgeht.

Unter diesen Umständen könnte es auffallen, dass unsere Empfindungen und die äussern Vorgänge, durch welche sie hervorgerufen werden, so durchaus untereinander übereinstimmen, dass das Licht Lichtempfindungen, der Schall Schallempfindungen hervorruft und so fort. Aber diese Uebereinstimmung ist auch gar nicht vorhanden, der Schein einer solchen nur durch den Gebrauch derselben Bezeichnung für zwei Vorgänge, die gar nichts Gemeinsames haben, entstanden. Der Vorgang der Lichtempfindung hat mit dem physikalischen Vorgang der Aetherschwingungen, welche ihn hervorrufen, keine Aehnlichkeit, wie schon daraus hervorgeht, dass dieselben Aetherschwingungen, wenn sie unsere Haut treffen, in uns eine ganz andere Empfindung hervorrufen, nämlich die der Wärme. Die Schwingungen einer Stimmgabel können unsere Hautnerven erregen und werden dann gefühlt, sie können unsere Hörnerven erregen und werden dann gehört, sie können unter Umständen auch gesehen werden. Die Schwingungen der Stimmgabel sind immer dieselben und haben mit keiner der Empfindungen, die sie hervorrufen können, etwas gemein. Wenn wir den physikalischen Vorgang der Aetherschwingungen einmal Licht nennen und ein andermal Wärme, so belehrt uns doch ein genaueres Studium der Physik, dass es derselbe Vorgang ist. Die gewöhnliche Eintheilung der physikalischen Vorgänge in Schall, Licht, Wärme u. s. w. ist eine irrationelle, indem sie für diese Vorgänge ein zufälliges Moment, nämlich die Art, wie sie auf den mit verschiedenen Empfindungen begabten Menschen wirken, hervorhebt, für andere Vorgänge aber, z. B. die magnetischen,

elektrischen, ganz andere Eintheilungsmerkmale zu Grunde legt. Die wissenschaftliche Erforschung der physikalischen Vorgänge einerseits und der physiologischen Vorgänge der Empfindungen andererseits deckt den Irrthum auf, der um so tiefer wurzelt, als die Sprache für die verschiedenartigen Vorgänge dieselben Worte gebraucht und so die Unterscheidung erschwert hat.

Aber die Sprache ist doch nur der Ausdruck der menschlichen Auffassung von den Dingen, und die Auffassung von der innern Zusammengehörigkeit des Lichts und der Lichtempfindung, des Schalls und der Schallempfindung u. s. w. galt bis in die neueste Zeit hinein als eine unumstössliche Wahrheit. Goethe* hat derselben Ausdruck verliehen in den Versen:

> Wär' nicht das Auge sonnenhaft,
> Die Sonne könnt' es nie erblicken;
> Läg' nicht in uns des Gottes eigne Kraft,
> Wie könnt' uns Göttliches entzücken!

In ganz ähnlicher Weise spricht sich Plato in seinem Gespräch „Timaios" aus. Dagegen hatte Aristoteles schon ganz richtige Vorstellungen über die Sache. Aber erst seit den bahnbrechenden Untersuchungen von Johannes Müller sind diese Vorstellungen wissenschaftlich begründet und mit den Thatsachen in allen Einzelheiten in Uebereinstimmung gebracht zur Grundlage unserer jetzigen Sinnesphysiologie und Psychologie geworden.

Als einen Ausdruck jener falschen Auffassung müssen wir auch die Lehre von den sogenannten adäquaten Reizen ansehen, wonach es für jeden Sinnesnerven einen solchen adäquaten, d. h. in seiner Natur der Natur des Sinnesnerven angemessenen Reiz geben sollte, der allein im Stande wäre, ihn zu erregen. Wir wissen, dass dies falsch ist. Doch können wir den Aus-

---

* Zahme Xenien (Cotta'sche Ausgabe in 30 Bänden), III, 70.

druck gelten lassen zur Bezeichnung der Reize, welche auf die Endorgane der Nerven zu wirken vorzugsweise im Stande sind.

Ebenso können wir die Vorstellung von den sogenannten specifischen Energien der Sinnesnerven als beseitigt ansehen, wenn damit irgendwelche Eigenschaften der Nerven ausgedrückt werden sollen. Dagegen müssen wir den einzelnen Nervenzellen, durch welche die Empfindungen zu Stande kommen, in der That specifische Energien zuschreiben. Sie sind es, die allein im Stande sind, uns verschiedene Arten von Empfindungen zu vermitteln. Wären alle empfindenden Nervenzellen einander gleich, so könnten zwar durch die Einwirkungen der Aussenwelt auf unsere Sinnesorgane Empfindungen in uns hervorgerufen werden, aber immer nur von ein und derselben Art, höchstens in der Stärke dieser einen unbestimmten Empfindung könnten Unterschiede wahrgenommen werden. Es mag Thiere geben, die nur einer solchen einzigen unbestimmten Empfindung fähig sind, weil ihre Nervenzellen alle untereinander gleich sind, sich noch nicht differenzirt haben. Solche Thiere werden wol zu einer Vorstellung von der Aussenwelt im Gegensatz zu ihrem eigenen Körper, also zur Entwickelung eines Selbstbewusstseins gelangen können, nicht aber zu einer Erkenntniss der Vorgänge in der Aussenwelt. Zur Entwickelung dieser Erkenntniss wirkt nämlich bei uns in hohem Grade die Vergleichung der durch die verschiedenen Sinnesorgane vermittelten verschiedenen Eindrücke. Ein Körper stellt sich unserm Auge mit einer gewissen räumlichen Ausdehnung, Farbe u. s. w. dar. Durch Betasten können wir von der erstern gleichfalls Vorstellungen empfangen. Liegt er ausserhalb des Bereichs unserer Hände, so können wir durch Annäherung finden, wie die scheinbare Grösse des Körpers, so wie sie das Auge uns erscheinen lässt, mit der Annäherung zunimmt. Solche und viele tausend andere, seit frühester Jugend gemachte Erfahrungen haben uns

allmählich dahin geführt, dass wir aus einigen wenigen Empfindungen uns Vorstellungen über die Beschaffenheit der Körper bilden. Es laufen dabei viele, unbewusst sich vollziehende Schlussfolgerungen mit unter, sodass, was wir als unmittelbar empfunden betrachten, eigentlich aus mehrern Empfindungen und einer Summe früherer Erfahrungen durch Schlussfolgerungen abgeleitet ist. Wir glauben z. B. einen Menschen in einer bestimmten Entfernung zu sehen; eigentlich aber empfinden wir nur das Bild eines Menschen auf unserer Netzhaut in einer bestimmten Grösse. Wir kennen die durchschnittliche Grösse eines Menschen, wissen, dass die scheinbare Grösse mit der Entfernung abnimmt; auserdem empfinden wir den Grad von Zusammenziehung unserer Augenmuskeln, welcher zur Richtung unserer Augenachsen auf den Gegenstand und zur Einrichtung unsers Auges für die betreffende Entfernung nothwendig ist. Aus alledem setzt sich unser Urtheil zusammen, welches wir fälschlich für eine unmittelbare Empfindung halten.

10. Wir haben schon früher (Kap. IV, §. 2 und Kap. VII, §. 3) die Methoden kennen gelernt, durch welche Helmholtz die zeitlichen Verhältnisse der Muskelzusammenziehung und der Fortpflanzung der Erregung in den motorischen Nerven gemessen hat. Nach denselben oder doch ganz ähnlichen Methoden haben Helmholtz und nach ihm andere die Fortpflanzung der Erregung in den sensiblen Nerven bestimmt und dafür einen Werth von etwa 30 Mt. in der Secunde gefunden, also nahezu denselben Werth, wie für die motorischen Nerven des Menschen. Man ist aber noch weiter gegangen und hat die Zeit gemessen, welche ein zum Gehirn geleiteter Reiz braucht, um zum Bewusstsein zu gelangen. Solche Bestimmungen haben neben ihrem theoretischen Werth auch noch ein praktisches Interesse für den beobachtenden Astronomen. Wenn dieser Sterndurchgänge durch den Meridian beobachtet, indem

er den im Fernrohr gesehenen Durchgang mit den hörbaren Schlägen eines Secundenpendels vergleicht, so begeht er stets einen kleinen Fehler, welcher von den zum Bewusstwerden der beiden Sinneseindrücke nöthigen Zeiten herrührt. Bei zwei verschiedenen Beobachtern hat dieser Fehler aber nicht genau denselben Werth, und um die Beobachtungen verschiedener Astronomen untereinander vergleichbar zu machen, bedarf es daher der Kenntniss des Unterschiedes, der sogenannten persönlichen Gleichung zwischen beiden. Um aber die Beobachtungen jedes einzelnen auf richtige Zeit zurückzuführen, muss man den Fehler, den jeder allein macht, bestimmen.

Denken wir uns ein Beobachter, der in vollkommener Finsterniss sitzt, sehe plötzlich einen Funken und gebe dann ein Zeichen. Durch einen geeigneten Apparat wird sowol die Zeit, wann der Funke wirklich erscheint, als auch das gegebene Zeichen aufgeschrieben. Der Unterschied zwischen beiden kann gemessen werden, wir nennen ihn die physiologische Zeit für den Gesichtssinn; ebenso können wir die physiologische Zeit für den Gehörsinn und für den Gefühlssinn bestimmen. So fand z. B. Professor Hirsch in Neufchâtel

für den Gesichtssinn	0,1974 — 0,2083	Secunde,
„ „ Gehörsinn	0,194	„
„ „ Gefühlssinn	0,1733	„

War der Eindruck, welcher angezeigt werden sollte, kein unerwarteter, sondern konnte er vorausgesehen werden, so fiel die physiologische Zeit viel kürzer aus, nämlich für den Gesichtssinn nur 0,07 bis 0,11 Secunde. Daraus folgt also, dass bei Ereignissen, deren Eintreffen wir voraussehen können, das Gehirn viel schneller mit seiner Arbeit fertig wird.

Noch interessanter sind die Versuche von Donders. Eine Person erhielt den Auftrag, bald mit der rechten,

bald mit der linken Hand ein Zeichen zu geben, je nachdem ein auf ihre Haut angebrachter leichter Reiz an diesem oder an jenem Orte gefühlt worden war. War ihr nun dieser Ort bekannt, so erfolgte das Zeichen 0,205 Secunden später als der Reiz; war ihr aber der Ort nicht bekannt, so erfolgte das Zeichen erst nach 0,272 Secunden. Es erforderte also der psychische Act der Ueberlegung, wo der Reiz gewesen, und die dem entsprechende Wahl der Hand eine Zeit von 0,067 Secunden.

Die physiologische Zeit für den Gesichtssinn war etwas abhängig von der Farbe; weisses Licht wurde immer ein wenig früher markirt als rothes. War dem Beobachter die Farbe, welche er sehen sollte, vorher bekannt, so gab er das Zeichen früher, als wenn dies nicht der Fall war und er erst überlegen musste, was er gesehen habe, um danach sein Zeichen zu geben. Der Beobachter bildet sich bei solchen Versuchen immer eine Vorstellung von der Farbe, die er zu sehen erwartet. Stimmt dann die zur Beobachtung kommende Farbe zufällig mit seiner Erwartung, so reagirt er schneller, als wenn dies nicht der Fall ist.

Aehnliches ergab sich für den Gehörsinn. Die Wiederholung eines gehörten Klanges erfolgt schneller, wenn man vorher gewusst hat, welchen Klang man zu hören bekommen wird, als wenn dies nicht der Fall ist.

In anderer Weise zeigt sich diese, wenn wir so sagen wollen, Trägheit des Bewusstseins in Versuchen, welche Helmholtz anstellen liess. Das Auge erblickt eine Figur und unmittelbar darauf ein helles Licht. Je stärker das letztere ist, desto länger muss man die erstere gesehen haben, um sie überhaupt zu erkennen; complicirte Figuren erfordern überdies mehr Zeit als einfachere. Sieht man Buchstaben auf hellem Grunde nur ganz kurze Zeit beleuchtet, ohne dass ein anderes Licht folgt, so genügt eine um so kürzere Zeit zum

Erkennen, je grösser die Buchstaben sind und je heller die Beleuchtung war.

Es sind freilich sehr einfache Gehirnthätigkeiten, über deren Entstehung derartige Versuche uns in etwas Aufklärung verschaffen; aber es sind doch die Grundelemente aller geistigen Thätigkeit: Empfindung, Vorstellung, Ueberlegung, Wille; und selbst die verwickeltste Deduction eines speculativen Philosophen kann nicht mehr sein als eine Kette solcher einfachen Vorgänge, wie wir sie hier betrachtet haben. Wir haben daher in jenen Messungen die ersten Anfänge einer experimentellen physiologischen Psychologie vor uns, deren Entwickelung wir von der Zukunft erwarten. Doch scheint mir, dass eine fruchtbringende Erforschung der Vorgänge in den Nervenzellen an die allereinfachsten Erscheinungen anknüpfen muss. Und in dieser Beziehung ist daher am ehesten aus der Erforschung der Reflexvorgänge etwas zu erhoffen. Vielleicht dass sie den Boden ebnen, auf welchem dereinst das Gebäude einer Mechanik der Nervenvorgänge wird errichtet werden können. „In der That", sagt D. F. Strauss („Der alte und der neue Glaube", S. 208), „wer das Greifen des Polypen nach der wahrgenommenen Beute, das Zucken der gestochenen Insektenlarve erklärt hätte, der hätte zwar damit noch lange nicht das menschliche Denken begriffen, aber er wäre doch auf dem Wege dazu und könnte es erreichen, ohne ein neues Princip zu Hülfe zu nehmen." Ob wir dieses Ziel jemals erreichen werden, das steht dahin. Aber die immer vollständigere Erkenntniss der Bedingungen ihres Zustandekommens und der mechanischen Vorgänge, welche ihnen zu Grunde liegen, können wir erreichen. Und dies ist das hohe Ziel, nach welchem die Wissenschaft der allgemeinen Muskel- und Nervenphysiologie strebt, ein Ziel „des Schweisses der Edeln werth".

Anmerkungen und Zusätze.

1. Graphische Darstellung. Begriff der mathematischen Function.

(Zu Seite 48.)

Das in Fig. 16 benutzte Verfahren, die Grössenverhältnisse der Dehnungen in ihrer Abhängigkeit von der Grösse der dehnenden Gewichte durch eine Zeichnung darzustellen, ist einer so mannichfaltigen Anwendung fähig und wird noch so oft in Anwendung gezogen werden, dass eine kurze Erörterung desselben hier wol am Platze sein dürfte.

Wenn zwei Reihen von Grössen in einer solchen Beziehung zueinander stehen, dass zu jeder Grösse der einen Reihe eine bestimmte Grösse der andern Reihe gehört, so sagen die Mathematiker, die eine Grösse sei eine Function der andern. Eine solche Beziehung kann immer in einer Tabelle dargestellt werden, wie z. B. in der folgenden:

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
2	4	6	8	10	12	14	16	18	20

Die Beziehung, welche hier obwaltet, ist eine sehr einfache. Zu jeder Zahl der obern Reihe gehört eine Zahl der untern Reihe und zugleich ist die letztere immer doppelt so gross als die erstere. Bezeichnen wir nun die Zahlen der obern Reihe mit x, die der untern Reihe mit y, so können wir die Beziehung zwischen diesen beiden Zahlenreihen durch eine Formel ausdrücken:

$$y = 2\,x.$$

Diese Formel sagt uns dasselbe, was die Tabelle sagt, ja noch mehr. Setzen wir nämlich für das unbestimmte x, welches ja jede beliebige Zahl sein kann, die Zahl 4, so sagt uns die Tabelle, dass das zugehörige y den Werth 8 hat. Für $x = 5$ ergibt die Tabelle den Werth $y = 10$. Aber für einen zwischen 4 und 5 liegenden Werth des x, z. B. für 4,2371 lässt uns die Tabelle in Stich; nach der Formel aber können wir den Werth für das zugehörige y leicht ausrechnen, er ist = 8,4742.

Wir können die Formel auch umkehren und so schreiben:

$$x = \frac{1}{2} y,$$

das heisst wir können für jeden gegebenen Werth von y den zugehörigen Werth von x berechnen. Ganz ebenso ist es bei der ähnlichen Formel

$$y = 3 x,$$

die wir auch so schreiben können:

$$x = \frac{1}{3} y.$$

Hier gehört also zu jedem bestimmten x ein bestimmtes y, das gerade dreimal so gross ist. In den beiden zusammengehörigen Formeln

$$y = a x \quad \text{und} \quad x = \frac{1}{a} y,$$

haben wir dieser Art von Beziehung noch einen etwas allgemeinern Ausdruck gegeben; x und y sind hier wieder die Bezeichnung für die beiden zusammengehörigen Zahlenreihen, a ist der Ausdruck für eine bestimmte Zahl, die in jedem einzelnen Falle als unveränderlich zu denken ist. In unserm ersten Beispiel ist $a = 2$, in unserm zweiten Beispiel ist $a = 3$ angenommen worden und so kann in irgendeinem andern Fall a irgendeinen andern Werth haben.

Betrachten wir jetzt die folgende Tabelle:

1	2	3	4	5	6	u. s. w.
1	4	9	16	25	36	u. s. w.

so sehen wir, dass jede Zahl der untern Reihe gefunden wird, wenn man die zugehörige Zahl der obern Reihe mit sich selbst multiplicirt, was man durch die Formel

$$y = x\,x \text{ oder } y = x^2$$

ausdrücken kann. Die entsprechende Umkehr der Formel lautet hier

$$x = \sqrt{y}.$$

Kennt man nun eine derartige Formel, welche die gegenseitige Beziehung der zwei zueinander gehörigen Grössenreihen ausdrückt, so kann man jedesmal eine Tabelle entwerfen, aber umgekehrt kann man die in der Tabelle niedergelegte Beziehung nicht immer in einer Formel ausdrücken, denn nicht immer sind diese Beziehungen so einfacher Art wie in unsern Beispielen. Meistens handelt es sich in den Tabellen um Grössenwerthe, welche durch Beobachtungen festgestellt worden sind, wie in unserm Falle um die Dehnungen, welche der Muskel bei verschiedenen Belastungen erfährt. Zu jeder Belastung gehört eine entsprechende Dehnung, das finden wir durch den Versuch und können es in Tabellenform ausdrücken, etwa so:

Belastung:	50	100	150	200	250	300 grm.
Dehnung:	3,2	6	8	9,5	10	10,5 mmt.

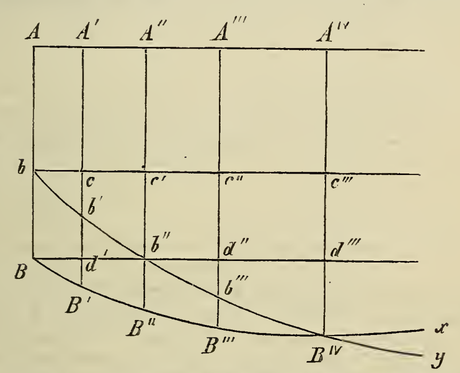


Fig. 69. Graphische Darstellung der Muskeldehnung.

Alles, was wir aus der Tabelle entnehmen können, ist nur, dass die Dehnungen nicht den Belastungen proportional wachsen (wie es bei einem unorganischen Körper sein würde), sondern in einem langsamern Verhältniss. Wir können aber jedes beliebige Functionsverhältniss, gleichgültig ob es durch eine Gleichung ausgedrückt oder in einer auf Grund von Beobachtungen entworfenen Tabelle niedergelegt ist, dem Auge sehr anschaulich darstellen durch ein von Descartes erfundenes Verfahren, das eben den Gegenstand unserer Erörterung bilden soll.

Die Grössen, um welche es sich handelt, können von der verschiedensten Art sein: Zahlen, Gewichte, Wärmegrade, Häufigkeit von Geburten oder Todesfällen u. s. w. Immer können wir jede Grösse bildlich darstellen durch die Länge einer Linie. Eine Linie von einer bestimmten Länge soll irgendeine Grösse bedeuten, dann wird die doppelte Grösse durch eine Linie dargestellt, die zweimal so lang ist als die erstere. Der gewählte Maassstab ist ganz gleichgültig, aber einmal gewählt darf er in derselben Darstellung nicht verändert werden. Wir zeichnen nun zwei sich senkrecht durchschneidende Linien; von dem Durchschnittspunkte B (Fig. 69) aus messen wir auf der horizontalen Linie die Längen ab, welche die Werthe der einen Reihe darstellen sollen (in unserm Fall die an den Muskel gehängten Belastungen). An jedem der so gewonnenen Punkte d', b'', d'', d''' ziehen wir Linien senkrecht auf die erstere und geben ihnen Längen, welche die zu den betreffenden Belastungen gehörigen Dehnungen ausdrücken.

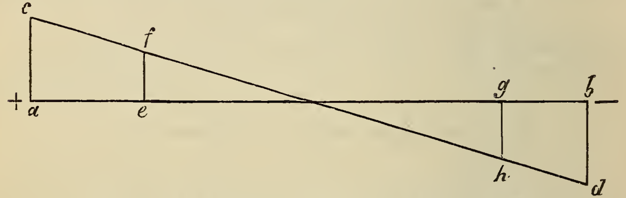


Fig. 70. Darstellung positiver und negativer Grössen.

Wir gewinnen so die Linien $d'\,B'$, $b''\,B''$, $d''\,B'''$, $d'''\,B^{IV}$. Durch Verbindung dieser Punkte erlangen wir die Curve $B\,B'\,B''\,B'''\,B^{IV}x''$, welche uns von der Beziehung zwischen Belastung und Dehnung auf einen Blick sofort ein anschauliches Bild gibt. Ganz auf dieselbe Weise ist die Curve $b\,b'\,b''\,b'''\,B^{IV}y$ entworfen, welche die Dehnungen des thätigen Muskels durch die entsprechenden Gewichte darstellt.

In manchen Fällen handelt es sich darum, Grössen entgegengesetzter Art darzustellen. Wenn z. B. (Fig. 70) der Draht $a\,b$ von einem elektrischen Strom durchflossen wird, so nimmt die eine Hälfte desselben positive, die andere Hälfte negative Spannung an. Um dies auszudrücken, ziehen wir die Linien, welche positive Spannung bedeuten sollen, oberhalb, diejenigen, welche negative Spannung bedeuten sollen, unterhalb der Grundlinie. Die Figur lehrt uns so, dass die Spannung in der Mitte des Drahtes 0 ist, dass nach links hin die positiven, nach rechts hin die negativen Span-

nungen zunehmen und zwar in ganz gleichmässiger Weise. Um die an einem bestimmten Punkte herrschende Spannung ihrer Grösse nach zu kennen, errichten wir in diesem Punkte, z. B. e, ein Loth; die Länge desselben, ef, stellt die dort herrschende Spannung genau dar.

2. Richtung der Muskelfasern, Hubhöhe und Arbeitsleistung.

(Zu Seite 90.)

Bei der ausserordentlichen Seltenheit der langen parallelfaserigen Muskeln ist es nicht ohne Interesse, den Einfluss, welchen die schräge Anordnung der Fasern auf ihre Kraft, Hubhöhe und Arbeitsleistung hat, noch etwas genauer zu betrachten. Wenn eine Muskelfaser infolge ihrer Anordnung nicht im Stande ist, eine Bewegung in der Richtung ihrer eigenen Verkürzung zu bewirken, so kommt sie nur mit einem Theil der bei ihrer Verkürzung entstehenden Zugkraft zur Geltung, welcher sich einfach nach dem Gesetz vom Parallelogramm der Kräfte berechnet. Dieser Fall liegt bei allen einfach und doppelt gefiederten Muskeln vor. Stellen wir uns vor, die Muskelfaser AB (Fig. 71) verkürze sich um das Stück Bb, die Bewegung des Punktes B könne aber vermöge der Befestigung des Muskels an den Knochen und der Gelenkverbindungen der letztern nur in der Richtung BC erfolgen. Die Muskelfaser wird dann, indem sie sich verkürzt, zugleich eine Drehung, um ihren festen Ursprung A erleiden und in die Lage Ab' kommen; der wirklich entstandene Hub wird dann Bb' sein. Das kleine Dreieck Bbb' können wir als ein rechtwinkeliges Dreieck ansehen. Es ist dann

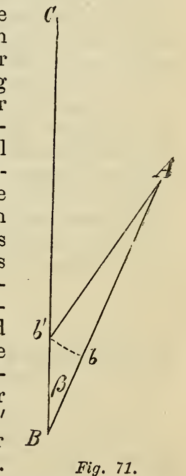


Fig. 71.
Wirkung schräger Muskelfasern.

$$Bb' = \frac{Bb}{\sin\beta}$$

Nennen wir die Kraft, mit welcher die Muskelfaser sich in der Richtung AB zusammenzuziehen strebt, k, so kommt von dieser Kraft nur ein Theil zur Geltung nämlich eine

Componente k', welche in der Richtung BC liegt. Diese Componente ist nach dem Gesetz vom Parallelogramm der Kräfte

$$k' = k \sin\beta.$$

Dieser Kraft können wir das Gewicht proportional setzen, welche die Muskelfaser auf die bestimmte Hubhöhe zu heben vermag. Berechnen wir nun danach die Arbeit, welche die Muskelfaser leisten kann, so erhalten wir, wenn die Bewegung in der Richtung AB vorgehen könnte,

$$A = Bb\, k$$

wenn aber die Bewegung in der Richtung BC vorgehen muss

$$A = Bb'\, k' = \frac{Bb.}{\sin\beta}\, k \sin\beta = Bb\, k.$$

Wir erhalten also in beiden Fällen genau denselben Werth, das heisst also, die Arbeitsleistung der Muskelfaser ist ganz unabhängig von der Richtung, in welcher ihre Wirkung zu Stande kommt. Dies gilt natürlich ebenso von jeder andern Muskelfaser und also vom ganzen Muskel. Die von uns für parallelfaserige Muskeln entwickelten Sätze gelten also auch für alle unregelmässig gefaserten. Immer ist die mögliche Hubhöhe um so grösser, je länger die Fasern sind, und die Kraft proportional dem Querschnitt oder der Zahl der Fasern. Bei den schräggefaserten Muskeln ist die Länge der Fasern meistens sehr klein, die Zahl der Fasern sehr gross, sie sind also, welches auch ihre zufällige Gestalt sein mag, als kurze und dicke Muskeln anzusehen, welche einen kleinen Hub und eine grosse Kraft haben.

3. Erregbarkeit und Reizstärke. Summation von Reizen.

(Zu Seite 116.)

Wenn man die Rollen eines Schlitteninductoriums einander nähert, so wächst die Stärke der Inductionsströme nicht im geraden Verhältniss der Annäherung, sondern in verwickelter Weise, welche für jeden Apparat besonders ermittelt werden muss. Fick, Kronecker u. a. haben Methoden angegeben, diese Calibrirung der Apparate auszuführen. Vergleicht man nun die wirkliche Stärke des reizenden Stromes mit der Höhe der durch sie hervorgerufenen Zuckung, so zeigt sich folgendes: Bei ganz schwachen Strömen ist gar

keine Wirkung zu bemerken; diese erscheint erst bei einer gewissen Stromstärke, welche je nach dem Erregbarkeitszustande des Nerven mehr oder minder gross ist, als schwache, eben sichtbare Zuckung. Bei weiterer Verstärkung der Ströme wachsen die Hubhöhen in geradem Verhältniss zu den Stromstärken, bis ein gewisses Maximum erreicht ist. Bei weiterer Verstärkung des Stromes bleiben die Zuckungen constant, dann aber wachsen sie von neuem und erreichen ein zweites Maximum, über welches sie nicht hinausgehen.

Diese letztern sogenannten „übermaximalen“ Zuckungen beruhen auf einer Summation zweier Reize. Ein Inductionsschlag ist, wie wir gesehen haben, ein sehr kurzdauernder Strom, bei welchem Beginn (Schliessung) und Ende (Oeffnung) sehr schnell aufeinander folgen. Aus Gründen, welche in Anmerk. 7 näher erläutert werden sollen, ist der Beginn des Inductionsstromes ein wirksamerer Reiz als sein Ende. Solange also der Strom eine gewisse Stärke nicht überschritten, wirkt nur der Beginn des Stromes reizend, bei sehr starken Strömen aber kann auch sein Ende hinreichend wirksam werden; dann haben wir also zwei schnell aufeinanderfolgende Reize, welche zusammen eine grössere Zuckung bewirken als ein einzelner Reiz.

Folgen mehr als zwei Reize schnell aufeinander, so entsteht, wie wir schon wissen, Tetanus. Auch bei diesem ist die Hubhöhe stets grösser, als sie je durch einen einzelnen Reiz erzielt werden kann. Der Muskel hat eben die Fähigkeit, dass er selbst dann, wenn er schon in der Zusammenziehung begriffen ist, nochmals gereizt und dadurch zu einer stärkern Zusammenziehung veranlasst werden kann. Für den Nerven aber folgt aus diesen Thatsachen, dass die einzelnen Erregungen, welche diese schnell aufeinanderfolgenden Reize in ihm bewirken, ohne sich gegenseitig zu stören, eine nach der andern fortgeleitet werden und in der Reihenfolge, in der sie entstanden sind, zum Muskel gelangen, um auf diesen zu wirken. Wenn aber die Zahl der Reize allzu gross wird, dann können die Nervenmoleküle den schnell aufeinanderfolgenden Anstössen nicht mehr folgen und der Nerv bleibt unerregt. Es ist jedoch bisher noch nicht gelungen, die Grenze, bei der dies eintritt, mit aller Sicherheit zu bestimmen. Sie scheint bei etwa 800 bis 1000 Reizen in der Secunde zu liegen.

4. Curve der Erregbarkeit. Widerstand der Leitung.

(Zu Seite 119.)

Die im Text auf Grund früherer eigener Versuche behauptete höhere Erregbarkeit an den obern Stellen des unversehrten, nicht abgeschnittenen Hüftnerven ist neuerdings von Tiegel gegen verschiedene Einwände wieder vertheidigt worden. Aus dieser höhern Erregbarkeit der obern Stellen ohne weiteres auf ein lavinenartiges Anschwellen der Reizung zu schliessen, ist aber aus den im Text erörterten Gründen nicht statthaft. Ausser dem S. 113 erwähnten Versuche von Munk kann nämlich auch aus andern Versuchen auf einen Widerstand der Leitung im Nerven geschlossen werden. Ein solcher Widerstand aber, welcher den Reiz während seiner Fortpflanzung abschwächt, und ein lavinenartiges Anschwellen des Reizes sind unversöhnbare Gegensätze, die sich gegenseitig ausschliessen. Wenn ein Widerstand der Leitung nachweisbar ist, kann die Reizung während der Fortpflanzung im Nerven nicht an Stärke zunehmen. Ich will daher hier die Gründe kurz erörtern, warum ich mich für die eine und gegen die andere Annahme entschieden habe.

Wie S. 138 erwähnt ist, wird die Leitung im Nerven im anelektrotonischen Zustande bedeutend erschwert, ja, durch starken Anelektrotonus sogar vollkommen aufgehoben. Es liegt nahe, eine solche Erschwerung als Vermehrung eines schon vorhandenen Widerstandes aufzufassen. Ein triftigerer Grund aber liegt in den Erscheinungen, welche bei Reflexen auftreten. Wenn man einen Gefühlsnerven reizt, so kann die Erregung zum Rückenmark und Gehirn fortgeleitet und in diesen auf einen Bewegungsnerven übertragen werden (vgl. das Weitere hierüber S. 270). Diese Uebertragung erfordert immer eine beträchtliche Zeit, welche ich Reflexzeit genannt habe. Wenn man nun einen Gefühlsnerven mit einem so starken Reiz reizt, als nöthig ist, um einen kräftigen Reflex zu erhalten (sogenannte „ausreichende Reize"), und die Reflexzeit bestimmt, wenn man dann immer stärkere und stärkere Reize auf dieselbe Nervenstelle einwirken lässt, so wird de Reflexzeit immer kleiner. Wenn wir aber eine Nervenstelle reizen, die dem Rückenmark sehr nahe liegt, dann geben schon die ausreichenden Reize die kurzen Reflexzeiten. Offenbar hängt die Länge der Reflexzeit von der Stärke ab, mit welcher der Reiz im Rückenmark anlangt. Der Reiz, welcher von der dem Rückenmark nahe gelegenen Nerven-

stelle kommt, wird nun wenig geändert, der von einer entferntern Stelle kommende aber wird geschwächt, sodass wir eben an diesen Stellen, um eine ebenso kurze Reflexzeit zu erzielen, einen viel stärkern Reiz anwenden müssen.

Nun sind diese Beobachtungen freilich an Gefühlsnerven gemacht worden. Bei dem ganz gleichen Verhalten aber, welches alle Arten von Nervenfasern in allen Stücken zeigen, wo eine Vergleichung möglich ist, sind wir berechtigt, die hier gewonnenen Anschauungen auch auf die Bewegungsnerven zu übertragen. Es ist jedenfalls nicht wahrscheinlich, dass in der einen Nervenfaser ein Widerstand der Leitung besteht, in der andern ein lavinenartiges Anschwellen. Leichter und einfacher erklären sich alle Thatsachen, wenn man für alle Nerven den Widerstand der Leitung annimmt, daneben aber die verschiedene Erregbarkeit verschiedener Nervenstellen zugibt.

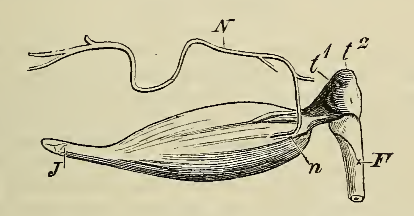


Fig. 72. Der Hüftnerv mit dem Wadenmuskel des Frosches.

Uebrigens ist die Curve der Erregbarkeit am Hüftnerven keine einfach vom Muskel nach dem Rückenmark hin aufsteigende Linie. Dieser Nerv setzt sich, wie Fig. 72 zeigt, aus einzelnen Wurzeln zusammen; er gibt dann an verschiedenen Stellen Zweige ab, welche in die Oberschenkelmuskeln hineingehen, und theilt sich zuletzt in zwei Zweige, von denen einer den Wadenmuskel (*Gastroknemius*) versorgt, der andere die Beugemuskeln des Unterschenkels. Reizt man den Nerven an verschiedenen Stellen seines Verlaufs am lebenden Thier, wo der Nerv nur blossgelegt und von den umgebenden Theilen isolirt, aber nicht vom Rückenmark abgetrennt ist, so sieht man wol, dass die Erregbarkeit an den obern Stellen im allgemeinen grösser ist als an den untern, aber man findet im Verlauf des Nerven auch Stellen, welche eine grössere Erregbarkeit haben als die ober- und unterhalb gelegenen, oder auch umgekehrt eine geringere als die an-

grenzenden. Solche Unregelmässigkeiten zeigen sich am häufigsten an den Stellen, wo Nervenzweige von dem Hauptstamm abgehen, besonders wenn diese Zweige abgeschnitten sind. Dies rührt zum Theil von elektrotonischen Einwirkungen her (vgl. S. 122 fg., S. 211 fg. und Anm. 13). Die abgeschnittenen Nervenfasern entwickeln einen Strom, welcher durch die nicht abgeschnittenen, deren Erregbarkeit untersucht wird, geht und deren Erregbarkeit verändert. In dem Maasse, als die abgeschnittenen Nervenfasern absterben, ändert sich diese Einwirkung und so kommen Unregelmässigkeiten zu Stande, welche weiter zu verfolgen wenig Interesse bietet.

5. Einfluss der Länge der erregten Nervenstrecke.

(Zu Seite 135.)

Wenn man mit einem gleichen Reiz eine längere Nervenstrecke reizt, so ist die Wirkung auf den Muskel eine stärkere. Bestimmt man die Erregbarkeit einer Nervenstrecke nach der Methode der minimalen Reize, d. h. sucht man die schwächste Reizstärke, welche eben ausreicht, eine merkliche Zuckung zu bewirken, und herrschen in der gleichzeitig dem Reiz ausgesetzten Strecke verschiedene Grade von Erregbarkeit, so wird eine Wirkung eintreten können, wenn auch nur ein Theil der Strecke wirklich erregt wird; man bestimmt also in Wahrheit nur die Erregbarkeit des erregbarsten Theils der ganzen Strecke. Dies wird bei einem frischen Nerven wol meist der oberste Abschnitt der Strecke sein. Wenn aber die Unterschiede der Erregbarkeit innerhalb der Strecke nur gering sind, so wird jeder Theil der Strecke bei einer gewissen Reizstärke ziemlich auf gleiche Weise erregt werden, die am Muskel beobachtete Wirkung wird also die Summe der Erregung der einzelnen Theilchen der Strecke sein. Wenn nun, wie wir vorausgesetzt haben, der Verlust der Erregbarkeit in jedem Theilchen sehr plötzlich unmittelbar auf die höchste Erregbarkeit folgt, so muss dies die Folge haben, dass die wirklich gereizte Strecke immer kürzer wird; die Theilchen, welche gereizt werden, befinden sich dann aber in Wahrheit doch auf der höchsten Erregbarkeitsstufe und zeigen daher die dritte Stufe des Zuckungsgesetzes (wenn der prüfende Strom so gewählt war, dass er ursprünglich am frischen Nerven die erste Stufe gab). Die Erscheinungsform der dritten Stufe, Zuckung bei Schliessung

des absteigenden und bei Oeffnung des aufsteigenden Stromes, muss also ungeändert bleiben, die Stärke der Zuckungen muss aber allmählich abnehmen und zuletzt muss jede Wirkung ausbleiben, wenn das Maximum der Erregbarkeit und das ihm nachfolgende Absterben eben die untere Grenze der erregten Strecke überschreitet.

6. Unterschied der Schliessungs- und Oeffnungsinductionsströme. Helmholtz'sche Einrichtung.

(Zu Seite 147.)

Wenn in einer Spirale ein elektrischer Strom plötzlich hergestellt (geschlossen) wird, so wirkt dieser nicht blos inducirend auf eine benachbarte Spirale, sondern die einzelnen Windungen der primären Spirale wirken auch aufeinander inducirend; etwas Aehnliches müsste auch bei der Oeffnung stattfinden, die plötzliche Unterbrechung der Leitung aber macht die Ausbildung dieses Oeffnungsinductionsstromes in der primären Spirale unmöglich. Da nun der bei der Schliessung des Stromes entstehende Inductionsstrom dem geschlossenen Strom selbst entgegengesetzt gerichtet ist, so muss er diesen schwächen; der Strom kann daher nicht sofort seine volle Stärke erlangen, sondern nur allmählich; bei der Oeffnung aber hört der Strom plötzlich auf. Dieser Verschiedenheit in dem zeitlichen Verhalten der Schliessung und der Oeffnung des primären Stromes entsprechen nun Verschiedenheiten in den von ihnen inducirten Strömen in der secundären Spirale, welche zur Reizung des Nerven benutzt werden. Fig. 73 erläutert diese Verhältnisse. Der obere Theil der Figur stellt den zeitlichen Verlauf des Hauptstromes in der primären Spirale eines Inductoriums, der untere Theil den zeitlichen Verlauf der inducirten Ströme in der secundären Spirale vor. Die Linie $o \ldots o \ldots t$ soll die Zeiten vorstellen. Im Moment o wird der primäre Strom geschlossen. Wäre die erwähnte verzögernde Wirkung in der primären Spirale nicht vorhanden, so würde der Strom sofort seine volle Stärke OJ erreichen; wegen jener Wirkung aber steigt er nur allmählich zu dieser Stärke an, etwa in der Weise, wie es die krumme Linie *3* zeigt. Diesem allmählich entstehenden Strom entspricht nun in der secundären Spirale ein Schliessungsinductionsstrom, wie ihn die Curve *4* darstellt; die Curve ist nach abwärts von der Zeitlinie

o ... o ... t gezeichnet, um anzudeuten, dass die Richtung dieses inducirten Stromes der Richtung des primären entgegengesetzt ist. Wird nun der primäre Strom unterbrochen, so fällt er von der Stärke *J* plötzlich ab, was die gerade

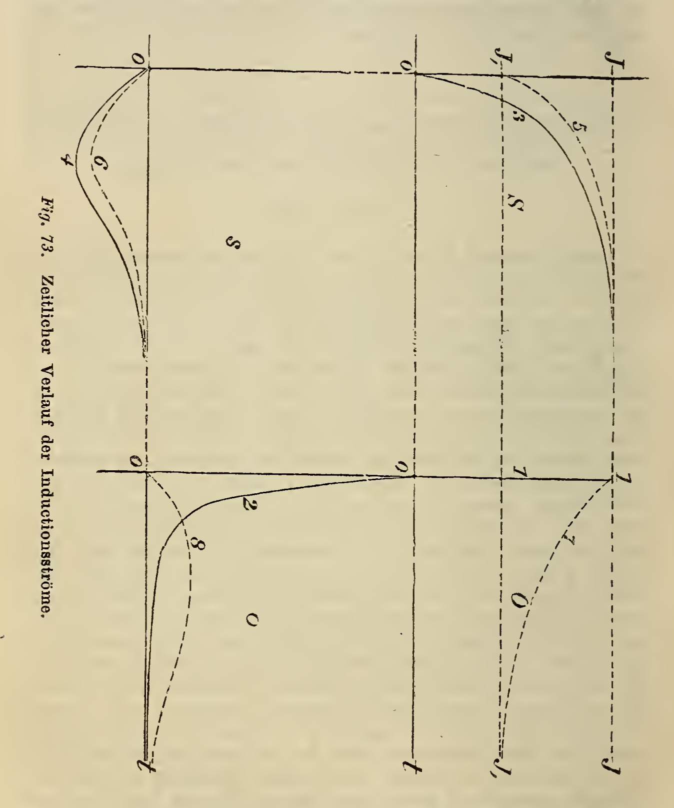


Fig. 73. Zeitlicher Verlauf der Inductionsströme.

Linie *1* andeuten soll. Diesem Abfall entspricht ein Inductionsstrom, welcher plötzlich sehr steil ansteigt und wieder, wenn auch etwas weniger steil abfällt, wie es die Curve *2* darstellt. Hieraus ist klar, dass der letztere physiologisch sehr viel wirksamer sein muss als der erstere.

Zuweilen kommt es uns darauf an, diesen auffallenden

Unterschied zu beseitigen und zwei Inductionsströme zu haben, welche nahezu gleich verlaufen und wirken. Wir können dies erreichen, wenn wir den Strom der primären Rolle nicht schliessen und unterbrechen, sondern statt dessen eine Nebenschliessung von geringem Widerstande anbringen und an dieser die Unterbrechung vornehmen. Ist die Nebenschliessung vorhanden, so geht nur ein sehr geringer Theil des Stromes durch die primäre Rolle; seine Stärke sei durch die Linie $J_, J_,$ ausgedrückt. Wird die Nebenschliessung unter-

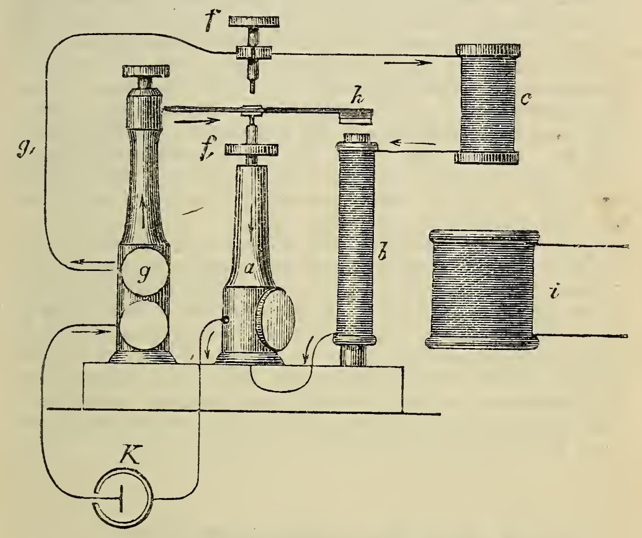


Fig. 74. Helmholtz'sche Einrichtung am Schlitteninductorium.

brochen, so wächst der primäre Strom langsam von der Stärke $J_,$ zur Stärke J an, wie es die punktirte Curve *5* andeutet; diesem Anwachsen entspricht in der secundären Rolle ein Inductionsstrom, wie ihn Curve *6* darstellt. Wird jetzt die Nebenschliessung wieder hergestellt, so sinkt der Strom in der primären Rolle von der Stärke J zur Stärke $J_,$ herab; aber der durch das Sinken in der primären Spirale selbst entstehende sogenannte Extrastrom kann jetzt, da die Rolle geschlossen ist, wirklich zu Stande kommen, und da er dieselbe Richtung hat, wie der Hauptstrom, verzögert er

dessen Absinken, welches nun in der Weise geschieht, wie es Curve 7 darstellt, und diesem langsamen Absinken des Hauptstromes entspricht in der secundären Rolle ein Inductionsstrom von der Art, wie sie Curve 8 darstellt.

Helmholtz hat an dem Schlitteninductorium von du Bois-Reymond eine Vorrichtung anbringen lassen, welche diese Anbringung und Beseitigung der Nebenschliessung selbstthätig besorgt. Dieselbe ist, wie Fig. 74 zeigt, eine Abänderung des Wagner'schen Hammers für den vorliegenden Zweck. Der Strom der Kette *K* geht durch den zwischen *g* und *f* angebrachten Draht zur primären Rolle *c*, von dieser zu den Windungen des kleinen Elektromagneten *b* und von da durch die Säule *a* und zur Kette zurück. Der Elektromagnet zieht den Hammer *h* an, dadurch kommt ein an der untern Seite der Neusilberfeder angebrachtes Platinplättchen in Berührung mit der Platinspitze der Schraube *f*, und es entsteht eine kurze gut leitende Nebenschliessung *gf'a*. Dadurch wird der Strom in der Rolle *c* und zugleich im Elektromagneten sehr geschwächt; letzterer kann den Hammer nicht mehr anziehen, derselbe federt nach oben, das Plättchen entfernt sich von der Spitze *f'* und die Nebenschliessung ist wieder unterbrochen. Der Strom geht wieder in voller Stärke durch die Rolle *c* und den Elektromagneten *b*, der Hammer wird wieder angezogen und so fort, solange die Kette wirkt. In der secundären Rolle *i* entstehen dann solche Inductionsströme, wie sie in Fig. 71, Curve *6* und *8* dargestellt sind. Will man die gewöhnliche Anordnung wieder herstellen, so hat man nur den Draht *g'* zu entfernen und die Spitze *f* zu senken, bis sie das obere Platinplättchen des Hammers berührt.

7. Wirkung kurzdauernder Ströme.

(Zu Seite 148.)

Zur Erregung des Nerven bedienen wir uns entweder der Schliessung oder der Oeffnung eines constanten Stromes oder eines Inductionsstromes. Bei dem letztern haben wir es aber, wie schon in Anm. 3 erwähnt wurde, eigentlich mit einer Schliessung und einer unmittelbar darauffolgenden Oeffnung zu thun, denn der Inductionsstrom entsteht und verschwindet wieder, wenn er eine gewisse Stärke erreicht hat. Wir können dies nachahmen, wenn wir durch irgendeine passende Vorrichtung einen constanten Strom nur auf ganz

kurze Zeit schliessen. Ein solcher „Stromstoss“ kann dann ganz dieselben Erscheinungen zeigen wie ein Inductionsstrom. Wenn wir die Zeitdauer desselben unverändert lassen, aber die Stärke des Stromes allmählich steigern, so wachsen die Hubhöhen zuerst, bleiben eine Zeit lang auf dem ersten Maximum, wachsen dann abermals und erreichen ein zweites Maximum. Die Erklärung ist dieselbe, wie die in Anm. 3 für die Inductionsströme gegebene. Zuerst wirkt nur der Beginn des Stromes (die Schliessung) erregend, wenn aber der Strom stärker ist, kann auch das Aufhören des Stromes (die Oeffnung) erregend wirken, und es kann zu einer Summation der beiden Reize kommen.

Ist die Dauer eines solchen Stromstosses eine sehr geringe, so muss der Strom stärker sein, um überhaupt erregend wirken zu können, als bei etwas längerer Dauer. Offenbar kann ein Strom, wenn er gar zu kurze Zeit dauert, keine hinreichende Aenderung im Molekularzustand des Nerven bewirken, und schwächere Ströme bedürfen dazu längerer Zeit als stärkere.

Betrachtet man die Curven der Fig. 73, welche den zeitlichen Verlauf der Inductionsströme darstellen, so ergibt sich, dass ausnahmslos der Beginn des Stromes steiler erfolgt als sein Verschwinden. Es muss daher der Beginn jedes Inductionsstromes viel leichter erregend wirken als sein Ende, um so mehr als dies schon bei der gewöhnlichen Schliessung und Oeffnung eines jeden constanten Stromes, wo nicht so erhebliche Unterschiede in dem zeitlichen Verlauf vorkommen, stets der Fall ist. Es ist nun auch nachgewiesenermaassen bei schwächern Inductionsströmen stets nur der Anfang wirksam, mit andern Worten: Inductionsströme wirken wie Schliessungen constanter Ströme. Denken wir uns nun, ein Inductionsstrom werde in aufsteigender Richtung durch einen Nerven geleitet. Solange der Strom eine gewisse Stärke nicht überschreitet, kann er erregend wirken; wenn er aber stark ist, wirkt er nicht, weil Schliessung starker aufsteigender Ströme überhaupt unwirksam ist. Wird der Strom aber noch stärker genommen, so kann er wieder wirksam werden, weil jetzt der Oeffnungstheil des Stromes trotz seines langsamern Verlaufs eine Reizung veranlassen kann. Es ist dieses Aussetzen der Wirkung von Fick und später von Tiegel beobachtet worden und mit dem Namen „Lücke“ bezeichnet worden. Inwieweit aber ausser der hier auseinandergesetzten Ursache auch noch andere zur Erzeugung dieser eigenthümlichen Erscheinung mitwirken, können wir an dieser Stelle nicht weiter auseinander setzen.

8. Quere Durchströmung. Unipolare Reizung.

(Zu Seite 148.)

Wird ein Strom quer durch einen Nerven geleitet, das heisst ist seine Richtung senkrecht auf die Längsachse der Nervenfasern, so ist er ganz unwirksam. Zu der Aenderung in der Lagerung der Nervenmoleküle, die wir uns als die Ursache des Erregungsvorgangs denken, ist also nöthig, dass der Strom in der Längsrichtung des Nerven fliesst. Es rührt dies wahrscheinlich von den eigenthümlichen elektrischen Kräften der Nerventheilchen her, von welchen S. 211 fg. ausführlich die Rede ist. Gerade so wie ein elektrischer Strom, der parallel zu einer Magnetnadel fliesst, dieselbe ablenkt, dagegen gar keine Wirkung ausübt, wenn er senkrecht gegen ihre Richtung fliesst, so können auch die Nerventheilchen nur von Strömen, welche der Nervenachse parallel laufen, aus ihrer Ruhelage gebracht werden. Hat der Strom eine schiefe Richtung zur Nervenfaser, so wirkt er, aber schwächer als bei paralleler, und der Grad der Wirkung nimmt in dem Maasse ab, als der Winkel sich einem rechten nähert.

Der Zusammenhang zwischen den Erscheinungen des Elektrotonus und der Erregung des Nerven hat uns zu der Vorstellung geführt, dass nicht auf der ganzen von einem Strom durchflossenen Strecke, sondern nur auf einem Theil, welcher bei der Schliessung der Kathode, bei der Oeffnung der Anode benachbart ist, die Erregung stattfindet. Es entsteht dadurch die Frage, ob es möglich ist, den Nerven der Einwirkung einer Elektrode allein auszusetzen. Dies kann man nun in der That beim Menschen und bei Thieren, wenn man die eine Elektrode auf den Nerven, die andere auf eine entfernte Stelle des Körpers aufsetzt. Sitzt die Kathode auf dem Nerven, so erhält man nur Schliessungszuckungen, sitzt die Anode auf dem Nerven, so sieht man nur Oeffnungszuckungen. Sind die Ströme sehr stark, so können freilich da, wo der Uebergang zwischen Nerv und angrenzenden Geweben stattfindet, auch Erregungen stattfinden. Man kann diese Art von Nervenreizung als unipolare bezeichnen, freilich in einem andern Sinne, als dieser Name gewöhnlich gebraucht wird, wo es sich um Fälle handelt, in denen nur ein Draht an den Nerven gelegt wird, aber doch Ströme durch den Nerven fliessen können. Diese Fälle bieten aber physiologisch nichts besonderes dar.

9. Tangentenbussole.

(Zu Seite 158.)

Bei der gewöhnlich sogenannten Tangentenbussole wird eine kleine Magnetnadel in das Centrum eines verhältnissmässig sehr grossen Kreises gestellt, durch dessen Peripherie der Strom geleitet wird. Wenn die Nadel abgelenkt wird, so ändert sich die Lage ihrer Pole nicht wesentlich gegen den Strom, dessen Wirkung kann daher einfach als direct proportional seiner Stärke angesehen werden, und aus dem Gegeneinanderwirken des Stromes und der gleichfalls als constant angesehenen Richtkraft, welche die Erde auf die Magnetnadel ausübt, ergibt sich, dass beide Kräfte im Gleichgewicht sein müssen, wenn die trigonometrische Tangente des Ablenkungswinkels der Stromstärke proportional ist.

Solche Tangentenbussolen sind aber nur zur Messung starker Ströme geeignet. Bei der von uns beschriebenen, für sehr schwache Ströme bestimmten Bussole treffen die obigen Bedingungen nicht zu. Wenn aber, wie vorausgesetzt wird, alle Ablenkungen, die wir messen wollen, nur sehr klein sein sollen, so können wir trotzdem annehmen, dass durch die Ablenkung die Art der Einwirkung des Stromes auf den Magneten sich nicht geändert hat. Dann kann also auch bei diesem Apparat die Stromstärke als proportional der Tangente des Ablenkungswinkels angesehen werden. Aus der Betrachtung der Fig. 19 auf S. 56 ergibt sich, dass die scheinbare Verschiebung der Scala gleich ist der Tangente des doppelten Ablenkungswinkels. Für so kleine Winkel können wir aber setzen

$$tg\ (2\ \alpha) = 2\ tg\ \alpha,$$

d. h. die Tangente des doppelten Winkels ist gleich der doppelten Tangente des einfachen Winkels. Und daraus folgt, dass die Stromstärken proportional sind den unmittelbar beobachteten scheinbaren Verschiebungen der Scala.

10. Spannungen an Leitern.

(Zu Seite 179.)

Um die absolute Grösse der Spannung an irgendeinem Punkte eines Leiters zu bestimmen, müsste man den Leiter

elektrisch isoliren und den betreffenden Punkt mit einem empfindlichen Elektrometer verbinden. Wenn wir aber irgendeinen Punkt des isolirten Leiters mit dem Erdboden in leitende Verbindung bringen, so würde dieser Punkt die Spannung Null annehmen, ohne dass in den Unterschieden der Spannungen der verschiedenen Punkte dadurch etwas geändert würde. Nun können wir der Reihe nach immer andere Punkte des Leiters mit der Erde verbinden, also die absoluten Werthe der Spannungen der einzelnen Punkte ändern, während die Differenzen der Spannungen der verschiedenen Punkte immer dieselben bleiben. Daraus folgt, dass für uns diese Differenzen allein von Bedeutung sind. In unsern spätern Auseinandersetzungen haben wir die Sache daher so dargestellt, als wenn gewisse Punkte (die Grenze zwischen Längsschnitt und Querschnitt) die Spannung Null hätten, wir haben sie also stets als mit der Erde verbunden gedacht. Wir nennen dann alle Spannungen, die grösser sind als diese, positiv, alle kleinern negativ.

11. Doppelsinnige Leitung. Degeneration, Regeneration und Verheilung durchschnittener Nerven.

(Zu Seite 214.)

Auch auf andere Weise ist die doppelsinnige Leitung im Nerven nachgewiesen worden, doch ist dieser Nachweis nicht so zuverlässig und eindeutig wie der mit Hülfe der negativen Schwankung geführte. Werden Nerven am lebenden Thier durchschnitten, so tritt schon innerhalb kurzer Zeit eine auffallende Veränderung an den unterhalb des Schnitts gelegenen Theilen der Nervenfaser ein. Die Markscheide wird krümelig und die Erregbarkeit geht verloren. Wenn aber die Schnittenden nicht zu weit voneinander entfernt sind, können die Nervenfasern verheilen, die untern Enden werden wieder erregbar und die Erregung kann durch die entstandene Nervennarbe hindurch fortgeleitet werden. Auf diese Thatsachen gründete Bidder den Versuch, einen Empfindungsnerven mit einem motorischen Nerven zu verheilen. Der Empfindungsnerv der Zunge (*N. lingualis*), ein Ast des fünften Hirnnerven, und der Bewegungsnerv der Zunge (*N. hypoglossus*) kreuzen sich unterhalb der Zunge, ehe sie in dieselbe hineintreten. Durchschneidet man nun beide Nerven an der Kreuzungsstelle und vernäht das obere, vom

Hirn herkommende Ende des Gefühlsnerven mit dem untern, in die Zunge gehenden Ende des Bewegungsnerven, während man die zwei andern Nervenenden auf möglichst lange Strecken hin ausschneidet, so verwachsen die beiden verschiedenen Nerven und nach einiger Zeit kann man durch Reizung oberhalb der Narbe Zuckungen in den Zungenmuskeln, durch Reizung unterhalb der Narbe Schmerzenszeichen hervorrufen. Der Beweis, dass hierbei die Erregung in den obern, sensiblen Nerven nach abwärts, in den untern motorischen Nerven nach aufwärts geleitet wird, wäre gegen jeden Einwand geschützt, wenn nachgewiesen werden könnte, dass nicht ein Auswachsen von Nervenfasern aus dem einen Nerven durch die Narbe hindurch in den andern hinein stattgefunden hat. Diese Annahme, so unwahrscheinlich sie auch erscheinen mag, kann jedoch nicht widerlegt werden.

Auf einer ähnlichen Betrachtung beruht ein neuerdings von Paul Bert veröffentlichter Versuch. Bert macht bei einer Ratte eine Wunde am Rücken, schneidet ein Stückchen von der Schwanzspitze fort und näht den Schwanz in der Rückenwunde fest. Dieser heilt dort ein, und die Ratte hat jetzt einen Schwanz, der, wie der Henkel an einem Topf, an zwei Stellen am Thier festsitzt. Nun schneidet er den Schwanz an seiner ursprünglichen Wurzel ab, sodass er nur am Rücken haften bleibt. Wenn man eine solche Ratte an ihrem jetzt freien Schwanzende, welches ursprünglich die Schwanzwurzel war, kneipt, so fühlt sie es, der Reiz muss also in den Gefühlsnerven des Schwanzes offenbar in entgegengesetzter Richtung fortgeleitet worden sein, als dies bei gewöhnlichen Rattenschwänzen der Fall zu sein pflegt, und die Gefühlsnerven des Schwanzes müssen offenbar die Fähigkeit haben, die Erregung nach beiden Richtungen hin zu leiten.

12. Negative Schwankung und Erregung.

(Zu Seite 216.)

Dass die negative Schwankung ein steter, untrennbarer Begleiter jeder Nervenerregung ist, hat du Bois-Reymond durch eine grosse Reihe sorgfältiger und mannichfaltiger Versuche bewiesen, welche von den verschiedensten Forschern bestätigt und auch noch nach mancher Richtung ergänzt worden sind. Es ist ganz gleichgültig, durch welche Reize der Nerv erregt wird; auch motorische und sensible Nerven

verhalten sich in dieser Beziehung ganz gleich. Um aus der grossen Zahl von Versuchen nur einen herauszuheben, welcher ein besonderes Interesse bietet, erwähne ich jedoch hier nur die in neuerer Zeit am Sehnerven angestellten Versuche. Wenn man das Auge mit einem Stück des Sehnerven herauspräparirt, den letztern auf passende Weise ableitet, um seinen Nervenstrom zu beobachten, und dann Licht in das bis dahin beschattete Auge einfallen lässt, so zeigt der Nervenstrom des Sehnerven die negative Schwankung.

Unterbindet man einen Nerven, sodass die Erregnng sich nicht mehr von der einen Seite zur andern fortpflanzen kann, so hat die Reizung der einen Seite auch keine negative Schwankung in der andern Seite mehr zur Folge. Dieser Versuch ist darum von Bedeutung, weil man sich durch ihn überzeugen kann, ob eine hinreichende Sicherung vor dem Eindringen von Stromzweigen der zur Reizung benutzten elektrischen Ströme in den Multiplicator vorhanden ist, was sonst leicht zu Täuschungen Veranlassung geben kann.

13. Elektrotonus. Secundäre Zuckung vom Nerven aus. Paradoxe Zuckung.

(Zu Seite 217.)

Der Grund, warum man den Elektrotonus der intrapolaren Strecke nicht untersuchen kann, ist ein rein physikalischer. Wenn man den constanten Strom durch die Strecke ak (Fig. 60, S. 217) leitet und zwei Punkte dieser Strecke mit dem Multiplicator verbindet, dann geht ein Theil dieses Stromes selbst durch den Multiplicator und die zwischen diesen Punkten enthaltene Nervenstrecke ist von einem schwächern Strom durchflossen als die benachbarten. Die Verhältnisse werden dadurch so verwickelt, dass eine Deutung des Beobachteten ungemein erschwert wird. Andere Versuche, das Verhalten der intrapolaren Strecke zu erforschen, haben bisjetzt auch noch keine klaren Ergebnisse geliefert.

Legt man einen Nerven *a* so an einen Nerven *b* an, wie es in Fig. 75, *A*, *B*, *C*, dargestellt ist, dass der Nerv *b* einen ableitenden Bogen für einen Theil des Nerven *a* bildet, und erzeugt in letzterm Elektrotonus durch einen constanten Strom, so geht der elektrotonische Strom durch den Nerven *b* und kann bei seinem Beginn und bei seinem Aufhören (Schliessung und Oeffnung der Kette) den Nerven *b* erregen

und in dessen Muskel Zuckung bewirken. Man nennt dies secundäre Zuckung vom Nerven aus. Durch schnell aufeinanderfolgende Schliessungen und Oeffnungen der Kette kann man auch Tetanus hervorrufen. Aber diese secundäre Zuckung ist nur durch Elektrotonus, nicht durch negative Schwankung des Nerven verursacht, kann daher auch besser durch constante Ströme als durch Inductionsströme hervorgebracht werden. Sie unterscheidet sich dadurch von der

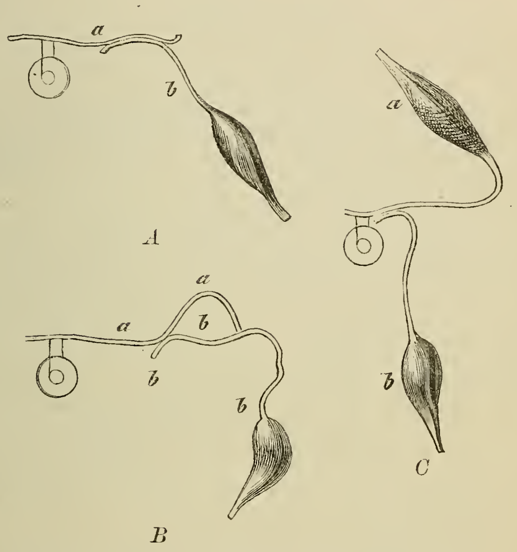


Fig. 75. A, B, C. Secundäre Zuckung vom Nerven aus.

S. 205 beschriebenen secundären Zuckung vom Muskel aus. Die negative Schwankung des Nervenstromes ist zu schwach, um in einem zweiten Nerven eine merkliche Wirkung hervorzubringen.

Eine besondere Form der secundären Zuckung vom Nerven aus hat du Bois-Reymond als paradoxe Zuckung beschrieben. Wenn man durch den in Anm. 4 erwähnten Ast des Hüftnerven, welcher in die Beugemuskeln des Unter-

schenkels geht, einen constanten Strom leitet, so kann beim Schliessen und Oeffnen des Stromes auch der Wadenmuskel zucken. Scheinbar ist also hier eine Ausnahme von dem Gesetz der isolirten Leitung der Erregung (vgl. S. 113) vorhanden; in Wahrheit ist aber nicht die Erregung von den gereizten Fasern auf die benachbarten Fasern übergegangen, sondern der elektrotonische Strom der einen Fasern ist durch die anliegenden Fasern geflossen und hat diese selbstständig gereizt.

14. Parelektronomie.

(Zu Seite 232.)

Die eigentlichen Ursachen der Parelektronomie, die Bedingungen ihrer stärkern oder schwächern Ausbildung sind bisher durchaus noch nicht vollkommen erkannt. Keinenfalls aber kann man die Sachlage so auffassen, als wäre der stromlose Zustand der Muskeln, das heisst gleiche Spannung am Längs- und Querschnitt, der normale, und jede Negativität am Querschnitt immer als Folge einer Verletzung anzusehen. Denn man findet alle möglichen Grade von Parelektronomie, selbst bis zu verkehrter Wirkung, wo der Querschnitt positiver ist als der Längsschnitt, an unversehrten Muskeln, während man in andern Fällen mit Bestimmtheit schon an den ganz unversehrten Muskeln den gewöhnlichen Muskelstrom kräftig entwickelt vorfindet. Auch haben wir schon im Text darauf hingewiesen, dass die Frage, ob an dem unversehrten Muskel elektrische Spannungsunterschiede vorkommen oder nicht, durchaus gleichgültig ist, wenn es sich darum handelt, zu entscheiden, ob im Innern des Muskels elektromotorische Kräfte vorhanden sind. Wir bekennen uns zu dieser Hypothese, weil mit ihr *alle* Erscheinungen am einfachsten und ungezwungensten erklärt werden können. Wir nehmen sie auch für solche Gebilde an, an deren Oberfläche nachweislich und ganz unbestritten keine Spannungsdifferenzen vorhanden sind, wie an den elektrischen Platten der Fische. Wir haben für diese Annahme dieselben Gründe, welche die Physiker bewogen haben, in jedem ganz unmagnetischen Stückchen Eisen dennoch das Vorhandensein molekularer Magnete vorauszusetzen. Welches daher auch die wahre Bedeutung der Parelektronomie sein mag, auf unsere wohlbegründete Auffassung von den elektrischen Kräften der Muskeln kann sie keinen wesentlichen Einfluss ausüben. Wenn übrigens du Bois-Reymond's Vermuthung sich bestätigt, dass die während des

Lebens auftretenden Zuckungen an den Muskelenden eine Nachwirkung zurücklassen, welche dieselben weniger negativ macht, so wäre die Erscheinung ihrer Erklärung näher gerückt.

15. Entladungshypothese und isolirte Leitung in der Nervenfaser.

(Zu Seite 245.)

Die Frage, wie die Erregungsvorgänge in einer Nervenfaser isolirt bleiben können, ohne auf benachbarte Nervenfasern überzugehen, erscheint um so schwieriger, wenn wir diese Vorgänge als elektrische ansehen, da doch die einzelnen Fasern nicht elektrisch voneinander isolirt sind. Die Erklärung aber, welche wir für die isolirte Erregung nur *einer* Muskelfaser durch eine in dem zugehörigen Nerven entstehende elektrische Stromesschwankung gegeben haben, erklärt auch zugleich die isolirte Leitung in den Nervenfasern. Wenn nämlich die elektrisch wirksamen Theile sehr klein sind, so können in ihnen verhältnissmässig starke elektrische Wirkungen vorgehen, und doch kann die Stromdichte in einiger Entfernung ganz unmerklich werden. Es ist dies eine Folge der in Kap. X, § 2 auseinandergesetzten Gesetze der Ausbreitung der Ströme in unregelmässigen Leitern. Wir müssen also annehmen, dass die in der Achse einer Nervenfaser gelegenen elektrisch wirksamen Theilchen klein im Verhältniss zur Dicke der Faser sind und dass daher die Wirkungen an der Oberfläche der Faser schon zu schwach sind, um noch in einer benachbarten Faser reizend wirken zu können. Wir haben ja auch in Anm. 13 gesehen, dass eine Wirkung durch die negative Schwankung von einer Faser auf eine benachbarte nicht vorkommt. Unsere Multiplicatoren sind eben viel empfindlicher als Nervenfasern, zumal die einzelnen negativen Schwankungen beim Tetanisiren des Nerven sich in ihrer Wirkung auf den Multiplicator summiren können, während dies für die Erregung der Nervenfasern nicht möglich ist.

Register.

Druck von F. A. Brockhaus in Leipzig.











